

Dec 27 1886

STUDIEN
ÜBER
ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
DER THIERE

VON
D^R. EMIL SELENKA

PROFESSOR IN ERLANGEN.

VIERTES HEFT.

ERSTE HÄLFTE.

DAS OPOSSUM
(DIDELPHYS VIRGINIANA.)

MIT NEUN TAFELN IN FARBENDRUCK.

WIESBADEN.

C. W. KREIDEL'S VERLAG.

1886.



01614

I. Vorwort.

Wenn die Wahl meines Themas auch keiner ausdrücklichen Motivirung bedarf, da wir von der Embryologie der Beutelthiere bisher so gut wie Nichts wissen, so will ich doch mit einigen Worten erklären warum ich diesen Gegenstand zum Vorwurf eingehender Untersuchung wählte.

Diesen einleitenden Bemerkungen möge eine kurze Beschreibung folgen, wie die Züchtung verschiedener Beutelthiere leicht und sicher gelingt.

Es ist bekannt, dass die Blätter- und Embryonalanlage bei allen Amnioten in wesentlich gleicher Art vor sich geht: dieselben merkwürdigen Modificationen der primitiven Organanlagen, wie z. B. der Schwund des Gastrulamundes und die Verlegung des Afters auf eine ganz andere Stelle des Embryonalkörpers, das Verstreichen eines Theiles des Urdarms in das Mittelblatt, die Ueberführung der verticalen Embryonalaxe in eine horizontale während der Gastrulation, die Reduction der Chorda- und Coelomsack-Anlagen zu soliden Zellplatten, charakterisiren die Ontogenie sowohl der Sauropsiden als auch der Mammalien. Dazu kommt das Amnion, welches beiden Gruppen gemeinsam ist, ferner die Herausbildung eines provisorischen Dottersack-Kreislaufs, die Entstehung einer Allantois und die Vergänglichkeit der Urniere.

Diese Uebereinstimmung in der Entwicklung ist um so auffallender, als die Mehrzahl der genannten Modificationen und Neubildungen lediglich durch die Anwesenheit eines grossen Nahrungsdotters bedingt erscheint, welcher doch grade im Ei der Mammalien vermisst wird.

Es galt daher, den Uebergängen nachzuspüren, und diese mussten bei den niedrigsten Säugethieren, also den Beutelthieren gesucht werden.

Aber noch aus einem anderen Grunde erschien diese Aufgabe lohnend. Die Säugethiere haben, gegenüber den Sauropsiden, doch auch manche Vervollkommnung der Organe oder selbst Neubildungen aufzuweisen, deren Entstehungsgeschichte wiederum nur aus der Embryologie der Beutelthiere erschlossen werden konnte; ich erinnere an das Zwerchfell, an die Function der Allantois als embryonales Nährorgan, an die complicirtere Gestalt des Gehirns und einiger Sinnesorgane.

Die leitenden Gesichtspunkte lagen also auf der Hand, und es ist nicht der Mühe werth im Speciellen den Voraussetzungen und Erwartungen Raum zu geben, welche mich trotz jahrelanger Bemühungen das erforderliche Material zu beschaffen, immer wieder auf dieses Thema hinführten.

Seitdem ich dann — vor nunmehr $\frac{5}{4}$ Jahren — meine Untersuchungen begonnen hatte, ist eine wichtige Thatsache aufgefunden: CALDWELL entdeckte vor Jahresfrist die Anwesenheit eines Nahrungsdotters im Ei der Echidna. Diese Entdeckung erhöhte nur das Interesse, welches mir mein Thema eingeflösst hatte, da auch ich schon vielfache Beziehungen der Didelphier zu den Reptilien nachgewiesen hatte, und niemals habe ich eine Arbeit mit grösserer Spannung und Freude durchgeführt als die vorliegende; denn jede neue Serie von Embryonen bot auch immer neue Belege für die nahe Verwandtschaft der Mammalien mit den Sauropsiden.

Schon während meines Aufenthalts in Brasilien im Sommer 1877 hatte ich mir eine Anzahl der daselbst einheimischen Beutelratten verschafft um ihre Entwicklungsgeschichte zu studiren, aber die Geschlechtsorgane aller Thiere, deren ich habhaft werden konnte, befanden sich im Ruhestand; wahrscheinlich fällt die Brunstzeit der brasilianischen Beutelratte in die Monate Oktober und November, also in den dortigen Frühling. So entschloss ich mich denn, die Züchtung verschiedener Marsupialier in Erlangen zu versuchen. Es war die Frage, welche Arten zur Zucht ausgewählt werden sollten.

Grössere und seltenere Beutelthiere kamen von vornherein nicht in Betracht, theils weil deren Ankaufspreise zu hoch, theils weil dieselben zu schwierig zu beschaffen und unterzubringen sind. Die Monotremata mussten aus diesem Grunde ausgeschlossen bleiben, und so richtete ich mein Augenmerk in erster Linie auf die Arten des Genus *Didelphys*, und zwar aus folgenden Gründen.

Fossile Schädelfragmente mit ähnlicher Bezahnung wie sie die lebenden *Didelphys*-Arten aufweisen, gehören, wenn auch nicht zu den allerfrühesten, so doch zu den älteren Vorkommnissen von Säugethieren; man durfte daher wohl hoffen, dass ihre recenten Formen auch in der Ontogenie die ursprünglichen Charaktere der älteren *Implacentalia* treuer bewahrt haben würden als die Mehrzahl der übrigen Beutelthiere, deren Gebiss allein schon auf eine weitere Differenzirung hinweist. Diese Vermuthung findet eine Stütze in der freilich nicht ganz sicher begründeten, aber doch wahrscheinlich richtigen Annahme, dass die Urheimath der (implacentalen) Säugethiere der Norden der alten Welt und Amerikas gewesen sei. Gemäss dieser Ansicht wären die nordamerikanischen Beutler nahezu an ihrem Stammsitze verblieben, während die recenten *Implacentalia* Australiens sich zugleich mit der Entfernung von ihrer Urheimath immer weiter umbildeten; der Umstand, dass die Arten der Gattung *Didelphys* im erwachsenen Zustande noch eine Kloake aufweisen, spricht ebenfalls für die Berechtigung dieser Ansicht. Endlich bestimmte mich noch die Thatsache, dass die Beutelratten zahlreiche Junge zur Welt bringen, indess die australischen Arten meist nur ein, selten mehrere Junge werfen.

Dankend hebe ich hervor, dass mir von Seiten der **Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin** eine namhafte Summe zugewendet wurde, welche allein mich in den Stand setzte das erforderliche Untersuchungsmaterial anzuschaffen.

Durch die freundlichen Bemühungen des Herrn CARL HAGENBECK in Hamburg erhielt ich zuerst eine grosse Zahl der nordamerikanischen *Didelphys virginiana*, SHAW. Nachdem ich die Embryologie dieser Thiere kennen gelernt, verschaffte ich mir hauptsächlich durch den gütigen Beistand des Herrn Collegen Dr. R. VON LENDENFELD in Sydney, noch eine Anzahl australischer Marsupialier, nämlich folgende Arten:

<i>Hypsiprymnus penicillatus</i> , WATERH.	(8 Pärchen),
<i>Phalangista vulpina</i> , DESM.	(2 Pärchen),
<i>Phalangista orientalis</i> , WATERH.	(5 Pärchen).

Die ersten beiden Species paarten sich in der Gefangenschaft und lieferten mir vortreffliches, wenn auch spärliches Untersuchungsmaterial, die letzteren, obwohl die Thiere zum Theil erwachsen, zeigten bis jetzt noch keine Lust sich zu begatten. Die brasilianische *Didelphys cancrivorus* hatte ich schon vor Jahren lange Zeit in Gefangenschaft gehalten, aber die Thierchen starben eines nach dem anderen bevor sie geschlechtsreif geworden waren. Erwachsene Exemplare dieser Art gedeihen jetzt zwar seit $\frac{3}{4}$ Jahren sehr gut in meinem Stalle, sind aber noch nicht brünstig geworden.

Am Schlusse dieser Arbeit komme ich auf die Embryologie der genannten australischen Species zurück; vorläufig werde ich nur die Entwicklungsgeschichte der *Didelphys virginiana* eingehender behandeln, da nur diese Art eine ziemlich vollständige Entwicklungsreihe lieferte.

Ich will nun ausführlicher beschreiben, welche Vorsichtsmaassregeln bei der Züchtung von *Didelphys virginiana* zu beobachten sind, und auf welche Weise die Begattung am leichtesten in Scene gesetzt und controlirt werden kann.

Zahlreiche Exemplare sind in einem, nicht eben grossen Stalle untergebracht, welcher den Winter hindurch mittels eines sog. amerikanischen Ofens Tag und Nacht geheizt wurde; die Temperatur schwankte zwischen 8°—25° C. Von besonderer Wichtigkeit ist eine ausgiebige Ventilation, welche theils durch viele zollgrosse Löcher, die oben in den einander gegenüberliegenden Thüren und auch an der Decke angebracht sind, theils durch ein 8 Cm. weites Rohr bewerkstelligt wird, welches, am Ofenrohr entlang laufend, die kalte Luft von Aussen einsaugt und erwärmt in den Stallraum abgiebt. Auf diese Weise ist es möglich, zahlreiche Thiere in einer kleinen Stallung gesund zu erhalten, was im geschlossenen Raume nicht möglich, weil der unleidliche Gestank des Harns und der Excremente den Thieren ohne Frage schädlich ist. Der aus Cement gefügte und mit Asphalt überdeckte Fussboden des Stalles wurde allmorgendlich gesäubert und mit Wasser abgespült.

Als Futter kam das billige Pferdefleisch zur Verwendung. Ausser reinem Wasser erhielten die Beuteltaschen auch gelegentlich Eier und Milch, selten Obst.

Den ganzen Tag über findet man die Thiere schlafend. Sie liegen im Heu, auf der Fensterbank, auf Kisten; die Männchen meist isolirt, die Weibchen immer über- und nebeneinander gepfercht. Mit der anbrechenden Nacht werden sie munter und bleiben bis zum Sonnenaufgang auf den Beinen. Im Allgemeinen sind die Beutelnattern sehr träge, stupid, und, soweit dies ihre geistige Indolenz erlaubt, furchtsam; wiewohl sie mit ihren zahlreichen spitzen scharfen Zähnen recht gut sich zu vertheidigen im Stande wären, benützen sie diese Waffe doch nur gegen ihresgleichen. Allerdings schnappen sie wohl gelegentlich nach der vorgestreckten Hand, allein mit einiger Vorsicht kann man sie auf dem Kopfe oder Rücken kraulen und an ihrem fast nackten Kletterschwanz in die Höhe nehmen, ohne Gefahr gebissen zu werden. Sobald man in ihre Nähe kommt, sperren sie stets den Rachen weit auf und verbleiben oft minutenlang bewegungslos in dieser Stellung. Aus dem Schläfe geweckt, brummen und knurren sie ziemlich laut.

Mit einbrechender Dunkelheit und zumal des Nachts klettern die Thiere geschickt an Astwerk und Drahtgeflecht umher. Auf der Erde bewegen sie sich sehr rasch; ihr Laufen ist ein behendes watschelndes Trippeln. Zumal die Männchen beißen sich viel unter schrill schnarrendem Knurren, und fast an jedem Morgen findet sich ein oder das andere Thier mit Wunden am Schwanz und an der Schnauze.

Die Weibchen unterscheiden sich äusserlich von den Männchen durch die spitzere schmalere Gestalt der Schnauze und die etwas kleinere Statur. Die Farbe des Pelzes variirt bei beiden Geschlechtern in gleicher Weise: in der Regel sind Unterseite, Kopf, Schwanz und Zehen weiss, die Beine und der Augenring braun, die Ohren schwarz mit heller Spitze; mehrere zweijährige Thiere wurden fast ganz weiss. Für gewöhnlich bekam ich ♂ und ♀ in gleicher Zahl, ein Mal aber neben 24 Männchen nur 6 Weibchen.

Die Brunst der Weibchen tritt normaler Weise nur ein Mal im Jahre ein. Ich beobachtete dieselbe von Ende Februar mit zunehmender Häufigkeit bis etwa Mitte April. Wenn aber den Mutterthieren die Jungen kurz nach dem Gebären aus dem Beutel fortgenommen wurden oder wenn die Begattung, was öfter vorkam, aus Mangel an Geschicklichkeit der Männchen nicht gelang, so können die Weibchen 4—6 Wochen später zum zweiten Male im Jahre brünstig werden, spätestens jedoch Anfang Juni. Die Brunst des Weibchens dauert jedesmal nur 3—5 Stunden! Nur während dieser Zeit zeigen die Thiere Trieb sich zu begatten.

Nachdem eines Morgens die Begattung constatirt war, liess ich die Männchen von den Weibchen durch eine Gitterthür trennen und es zeigte sich bald, dass die Brunst eines Weibchens mit Sicherheit erschlossen werden konnte aus der Munterkeit, welche das Weibchen, sowie fast alle Männchen noch des Morgens zeigten. Zugleich schnüffeln die Thiere viel lebhafter als es sonst wohl der Fall zu sein pflegt, mit emporgestreckter Nase umher, und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Männchen durch ihr Geruchsorgan von der Brunst eines Weibchens unterrichtet und dadurch munter erhalten werden. Einige der Männchen lassen dann von Zeit zu Zeit einen eigenthümlichen schmatzenden,

schnalzenden Laut hören, was sonst nie der Fall ist, und geben so ihre Begattungslust zu erkennen. Aber das Weibchen ergiebt sich selten ohne Weiteres; es will erobert sein. Bisweilen erst nach einigen Stunden, nachdem mehreren Männchen der Kopf und die Nase von Wunden überdeckt ist durch die Bisse des Weibchens, gelingt es einem Männchen, sich im Nacken des Weibchens festzubeissen, dieses auf die Seite zu werfen, mit den Vorderpfoten die Weichen desselben zu umklammern und mit den Hinterfüssen dessen Hinterbeine zu umfassen. Der letzterwähnte Griff wurde öfters vom Männchen nicht gebraucht und dann gelang die Begattung niemals. Etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde bleiben die Thiere vereint; beide liegen auf der Seite, das Männchen mit dem Bauche gegen den Rücken des Weibchens gekehrt. Die Ejaculation des Spermas scheint in Pausen mehrere Male zu erfolgen unter heftigster Erregung des Männchens, während das Weibchen die ganze Zeit hindurch ganz regungslos, wie todt daliegt. Selten wurde nach der ersten Begattung noch ein zweites Männchen zugelassen.

Jede Störung kann den Act unterbrechen. Ein laut gesprochenes Wort schon erweckt die Aufmerksamkeit der Thiere und wohl in der Hälfte der Fälle wurde die Begattung durch die unbedeutendste Behelligung vereitelt. Aeltere routinirte Männchen benahmen sich übrigens in der Regel viel dreister; sie lassen das umklammerte Weibchen selbst dann nicht los, wenn sie am Schwanze emporgehoben werden. Gegen 11 Uhr Mittags entzog sich stets das brünstige Weibchen jeder Annäherung, einerlei ob dasselbe dann belegt war oder nicht. Nachdem ein Mal die Begattungszeit festgestellt war, wurden ♂ und ♀ wieder dauernd beisammen gelassen, was jedenfalls einige Vortheile bietet. Nie geschah die Begattung vor 7 Uhr Morgens, aber auch niemals nach 11 Uhr!

Durch Einführung einer Pipette in die Scheide des Weibchens unmittelbar nach der Begattung liess sich fast immer die Anwesenheit von Spermatozoen, die aber stets nur spärlich vorhanden waren, nachweisen. Grosse Mengen von Schleim nebst rundlichen Zellen bilden die Hauptmenge der ejaculirten Substanz. 10—20 Minuten nach der Befruchtung fliessen aus der Kloake des Weibchens häufig reichliche Schleimmassen, in welchem sich dann die Spermatozoen leicht nachweisen lassen. — Künstliche Befruchtung wurde ein Mal versucht, gelang aber schon aus dem Grunde nicht, weil der Same des zu diesem Behufe getödteten Männchens nicht in genügender Quantität vorhanden war.

Die Entwicklungsdauer der Embryonen konnte auf das Genaueste festgestellt werden. Ziemlich genau 5 Mal 24 Stunden nach der Begattung beginnt die Furchung des Eies, und nicht ganz 13 Tage, wahrscheinlich 12 Tage 20 Stunden nach der Begattung erfolgt die Geburt. Die Dauer der eigentlichen Trächtigkeit umfasst also nur $7\frac{5}{6}$ Tage! Die Zahl der in den beiden Uterushörnern aufgefundenen Embryonen schwankte zwischen 7 bis 27, betrug aber meistens 12—16; da sich im Beutel der Weibchen aber nur 8—15 Zitzen vorfinden, so möchte ich glauben, dass das reichliche Futter und der Mangel an Bewegung die Veranlassung wurden zu dieser überraschenden Fruchtbarkeit.

Alle Eier im Uterus des trächtigen Weibchens stehen immer auf gleicher Entwicklungsstufe; nur zuweilen findet man einige Eier in ihrer Entwicklung den übrigen vorausgeeilt oder hinter ihnen zurückgeblieben, aber das Alter differirt doch kaum um mehr als 1—2, sehr selten bis 8 Stunden. Um dennoch verschiedene Entwicklungsstadien aus ein und demselben Mutterthiere zu bekommen, wurde den durch Chloroform betäubten Thieren zuerst das eine Uterushorn entnommen und etliche Stunden oder Tage später das andere; die weitere Entwicklung der Embryonen nahm stets ihren normalen Verlauf. Leider ist es unthunlich, den Uterus selbst mit den Eiern stückweise herauszunehmen, denn die Uteruswandungen schwillen zur Zeit der Brunst und besonders während der Trächtigkeit so enorm an, dass eine Unterbindung inmitten dieses kurzen, fast kugligen Organs kaum zu bewerkstelligen ist. Ich habe den Versuch nur ein Mal gemacht, aber mit ungünstigem Erfolge, wie das auch zu erwarten war. Besondere Vorsichtsmaassregeln sind zu beobachten, wenn der erste der beiden Uterushörner 3 Tage oder noch kürzere Zeit vor der Geburt herausgenommen wurde; dann ist es nothwendig, den zweiten im Mutterthiere verbleibenden Uterus, selbstverständlich mit Schonung der Blutgefässe, zu unterbinden, weil sonst Frühgeburt eintritt, in welchem Falle die Jungen vom Mutterthiere aufgefressen werden — was übrigens auch sonst häufig geschieht.

Ohne operative Eingriffe ist über die Trächtigkeit eines Weibchens keine Gewissheit zu erlangen, da man weder durch Tasten mit dem Finger die weichen Uterushörner auffinden kann, noch auch an den Milchdrüsen eine Veränderung wahrnimmt, bevor nicht die Embryonen nahezu ausgetragen sind. Allerdings pflegen die Thiere während der Tragzeit häufiger ihren Beutel auszulecken, als dies sonst wohl geschieht; auch schien es mir, als sei das Innere des Beutels einige Tage vor dem Werfen feuchter anzufühlen als gewöhnlich, aber die Temperatur des Beutels stieg nicht zu dieser Zeit und war immer gleich der des Körpers, nämlich circa 36°C . Die beste Garantie, dass ein Weibchen belegt ist, giebt der Nachweis von Sperma in der Scheide, unmittelbar nach dem Coitus.

Ueber die Gestalt der weiblichen Geschlechtsorgane, speciell über die merkwürdigen Veränderungen, welche der Uterus während der Brunst und Trächtigkeit erleidet, werde ich weiter unten berichten; hier sei nur der männlichen Geschlechtsprodukte gedacht.

Die Spermatozoen haben eine ganz sonderbare Gestalt, welche indessen ihrer Bestimmung vortrefflich angepasst erscheint. Je zwei Spermazellen sind derartig miteinander verbunden, dass sie sich in ihrer Fortwärtsbewegung unterstützen müssen (Taf. XIX Fig. 7—10). Zuvorderst liegt ein Bügel, der beiderseits nach hinten in eine Spitze ausläuft; zwischen seinen Schenkeln ist eine dünnere Platte ausgespannt, in der nach Innen zu die Kerne liegen, während nach hinten zwei etwas abgeplattete Stäbchen, die Schwanzwurzeln, eingefügt sind, als deren dünnere Verlängerung die Schwanzfäden erscheinen. Schwanzwurzeln und Schwanzfäden zeigen unter der Tauchlinse deutliche Querstreifung. Vor den Kernen erkannte ich meistens noch einige Verdickungen, deren Form und Lage aber variirt. Die Bewegung der dem Weibchen kurz nach dem Begattungsact entnom-

menen Spermatozoen ist ein rapides, gleichmässiges Vorwärtsschiessen; dies wird, wie es scheint, hauptsächlich bewirkt durch die Vibration der Schwanzwurzeln. Die Schwanzfäden gerathen hierdurch in Schwingungen, ähnlich denen, wie sie die Zinken einer tönenden Stimmgabel ausführen. Ich glaubte anfangs vier Schwanzfäden zu sehen (Fig. 7); sobald aber die Bewegung nach etwa einer halben bis zwei Stunden sich verlangsamte, gewahrte ich den Irrthum. Die Schwingungen gehen allmählig über in peitschenartige Schlängelungen, werden unregelmässig (Fig. 7), und endlich reisst die Zwillingszelle in der Mitte auseinander (Fig. 10). Diese Durchreissung geschieht manchmal aber auch bei den in sehr lebhafter Bewegung begriffenen Spermatozoen, ausserdem traf ich regelmässig auch in dem frisch ejaculirten Spermaschleim viele solche vereinzelter Zellen, die sich aber nicht gradlinig, wie die Zwillingszellen, sondern in grossen Kreisen fortbewegten. Wenn allmählig die Bewegung der isolirten Zellen langsamer geworden, geht sie über in eine stossende und bohrende.

Diese successive Veränderungen, welche auch von meinen Assistenten wiederholt beobachtet wurden, können eine Vorstellung geben von der Art, wie die Spermatozoen bis zum Ovidukte gelangen und wie die Befruchtung geschehen mag. Der zurückzulegende Weg ist lang, mehrfach gebogen und winklig geknickt; die Zwillingszellen werden aber durch die energische Vibration ihrer Schwänzchen vorwärts getrieben, indem die spitzen, nach hinten gerichteten Enden des Bügels zugleich eine Rückwärtsbewegung verhindern, sobald dieselben mit der Schleimhaut der weiblichen Leitungswege in Berührung stehen, was ja wahrscheinlich dauernd der Fall sein wird. Wenn das Ende des Weges erreicht ist, trennen sich vermuthlich die Doppelzellen, und jedes einzelne Spermatozoon durchkreist den Ovidukt, um schliesslich durch die stossenden und bohrenden Bewegungen in's Eiinnere zu gelangen.

Die Entwicklung der Spermatozoen im Hoden habe ich noch nicht verfolgt, da ich während der Brunstzeit kein Männchen opfern wollte, zu anderen Zeiten aber die Zelltheilung in den Geschlechtsorganen sistirt.

Conservirung und Präparation der Embryonen geschah nach den bekannten Methoden. Vortreffliche Präparate erhielt ich nach Erhärtung der frischen Keimblasen in Pikrinschwefelsäure, welcher $\frac{1}{10}$ Procent Chromsäure zugesetzt war. Nach dem Entsäuern wurden die Objecte in Boraxkarmin oder Hämatoxylin durchgefärbt, auf bekannte Weise in Paraffin eingeschlossen und dann geschnitten. Auch ganze und halbe Keimblasen habe ich in Balsam eingelegt.

Einige Vorsichtsmaassregeln möchte ich aber empfehlen. Die dem trächtigen Weibchen entnommenen Uterushörner müssen, bevor sie geöffnet werden, 5—7 Minuten lang in absolutem Alkohol verweilen, damit die Musculatur abgetödtet werde. Unterlässt man diese Vorsichtsmaassregel, so quillt beim Anschneiden der Uteruswand das weiche Drüsengewebe heraus und die Keimblasen werden dann durch die zusammenfallenden Wände des Uterus zerquetscht und gesprengt. Nahezu ausgetragenen Früchten oder Beuteljungen

wird zweckmässig die Leibeswand seitlich geöffnet, damit die Conservierungsflüssigkeit in's Innere dringe; die starke Epitrichialhaut erschwert nämlich das Eindringen von Flüssigkeiten ausserordentlich. Aus diesem Grunde ist auch die Entwässerung der Beutelungen eine langwierige.

II. Ueberblick über den Entwicklungsverlauf.

Die nachstehenden Zeitangaben stützen sich auf zahlreiche direkte Beobachtungen und wurden durch Vergleichung controlirt. Allgemeine Regel ist gleiche Entwicklungszeit. Nur in mehreren Fällen war ein vereinzelter Embryo hinter der Entwicklung der übrigen ein wenig zurückgeblieben oder ihr vorausgeeilt; dann wurde diese Altersdifferenz taxirt; doch dürfte der Schätzungsfehler höchstens 1—2 Stunden betragen.

Fünf Tage nach der Begattung, also unmittelbar vor Beginn der Furchung, besteht das soeben in den Uterus eingetretene Ei aus folgenden Theilen (cfr. Taf. XVII Fig. 1—2):

- a) zu äusserst eine Granulosamembran, eine glatte, homogene, mässig dünne Haut, in welcher durch Tinction oft noch die Kernreste sichtbar werden;
- b) ein dicker Mantel von halbdurchsichtigem Eiweiss, welcher deutliche, aber unregelmässige concentrische Schichtung aufweist;
- c) eine Zona radiata glaubte ich in einigen Eiern als flau contourirte, dünne Membran zu erkennen, welche dem Eiweissmantel dicht anliegt; in anderen Fällen aber war nichts davon wahrzunehmen;
- d) ein mit klarer (perivitelliner) Flüssigkeit erfüllter Raum, in dem die beiden Richtungskörper und etliche Spermatozoen schwimmen;
- e) die Eizelle mit Kern. Der Dotter enthält zahlreiche Körner.

1—8 Stunden (nach Beginn der Furchung). — Totale, anfangs äquale Furchung; Gastrulation. Tafel XVII—XVIII.

10 Stunden. — Die Wand der Keimblase ist etwa zur Hälfte zweischichtig (Ektoblast und Entoblast). Der Ort des Blastoporus kennzeichnet sich stets sehr deutlich; er liegt excentrisch im Fruchthof. Der Eiweissmantel ist grössten Theils schon resorbirt; die Keimblase hat einen Durchmesser von circa $\frac{1}{2}$ mm.

24 Stunden nach Beginn der Furchung. — Die circa 1 mm grosse Keimblase ist durchaus zweischichtig. Der Fruchthof hat sich vergrössert; der Ort des Blastoporus ist nicht mehr aufzufinden. Tafel XIX Fig. 1—2.

36 Stunden. — Die Keimblase hat einen Durchmesser von 1,2 bis 1,3 mm. Im übrigen keine wesentlichen Veränderungen. Tafel XIX Fig. 5—6.

- 48 Stunden. — Primitivstreif und -Rinne sind angelegt, sowie Chordawurzel und die seitlichen Mesodermklappen; der Fruchthof wurde birnförmig. Durchmesser der Keimblase 2 mm. Tafel XVIII Fig. 5—11.
- 64 Stunden. — Drei Urwirbel sind gebildet. Chorda sehr deutlich, von den seitlichen Mesodermklappen geschieden. Der Fruchthof erscheint wieder kreisrund; die Keimscheibe ist noch flach ausgebreitet. Reste des Eiweissmantels bewirken (ausserhalb des Fruchthofs) eine, selten mehrere Ektodermwucherungen. Grösse der Keimblase 4 mm. Tafel XX Fig. 1—3.
- 3 Tage (= 72 Stunden). — Keimblasen meist noch ganz frei im Uterus, nahezu kuglig, in der Gegend des Fruchthofs unmerklich abgeplattet, 6 mm gross. 14 Urwirbel, doppelte Herzanlage und vordere Keimfalte sind erkennbar. Tafel XX und XXI
- 4 Tage. — Kopfamnion und Rumpfamnion haben den Embryo schon umwachsen, doch ist der Amnionnabel noch offen. Das Medullarrohr ist von der dritten Hirnblase bis an das hintere Drittel des Embryos geschlossen. Augenblasen, Riech- und Gehörgrübchen. Noch keine Extremitäten. Die Area vasculosa hat sich bis zu $\frac{3}{7}$ der Oberfläche der Keimblase ausgebreitet; das Gefässsystem ist, wie es scheint, schon geschlossen. WOLFF'scher Gang und Urnierenbläschen noch ausser Communication; Vornieren-Rudiment. Die Granulosamembran ist, soweit sie den Fruchthof überdeckt, mit der Uterusschleimhaut sehr locker verklebt. Keimblase unregelmässig kuglig oder ellipsoidisch, ungefähr 15 mm gross. Tafel XXII.
- 5 Tage. — Die Granulosamembran ist fast zur Hälfte resorbirt und überdeckt nur noch den Fruchthof und dessen nächste Umgebung. Dottersackkreislauf weiter ausgebreitet; das Blut ist noch weiss. Amnionnabel noch offen. Anlage der Hypophyse, der Lungenflügel, der Leber, der Allantois, der Spinal- und Gehirnnerven. Die Gehörbläschen haben sich abgeschnürt. „Kiemenspalten“ noch geschlossen, Rachensegel noch vorhanden. Keimblase etwas vergrössert. Tafel XXIII—XXV.
- 6 Tage. — Allantois mit Gefässen; das Blut ist roth. Amnion geschlossen. Der Dottersackkreislauf wird noch weiter ausgedehnt. Augenbecher mit Linse; die Augenlider erheben sich. Die Hypophyse hat sich abgeschnürt. Die Urniere zieht sich aus der Brusthöhle zurück; vordere Zwerchfellfalte bereits sehr gross. Vordere und hintere Extremitäten mit Zehenanlage. Die Zunge ragt aus der Mundöffnung hervor; die Mundspalte ist noch weit. Die Keimblasen zeigen unregelmässige Gestalt; sie verschmelzen gegenseitig an ihren Berührungsflächen unzertrennlich, während ihre frei gebliebenen Flächen, vor Allem stets im Bereiche des Gefässhofs, in die Krypten der Uterusschleimhaut sich einsenken und gerunzelt erscheinen. Im Gebiete der Area vasculosa und an verschiedenen anderen Bezirken bleibt das (falsche) Chorion sehr locker mit der Uterusschleimhaut verklebt. Länge des gekrümmt liegenden Embryos circa 8 mm. Tafel XXV—XXVI.

- $6\frac{1}{2}$ Tag. — Allantois vergrößert, etwas gefässreicher, aber niemals in Contact mit dem Chorion. Die vordere und hintere Zwerchfellfalte wachsen zusammen. Die anfangs weiten Mundspalten schliessen sich seitlich; um den Mundrand entwickelt sich ein Epithelialgebilde, das „Schnabelschild.“ Die Area vasculosa hat sich weiter ausgedehnt, die Keimblasen sind gewachsen. Tafel XXVII.
- $7\frac{1}{4}$ Tag. — Allantois vergrößert, aber nicht reicher an Gefässen, stets vom Chorion getrennt. Die embryonalen Organe sind in ihrer Entwicklung fortgeschritten. Länge des gekrümmt liegenden Embryos circa 11 mm. Tafel XXVII.
- $7\frac{1}{2}$ Tag. — Der Embryo hat etwas an Grösse zugenommen, das Schnabelschild findet sich im Maximum der Entwicklung; die übrigen Verhältnisse haben sich wenig geändert. Tafel XXVIII.
- $7\frac{3}{4}$ Tag. — Der Embryo besitzt nahezu die Gestalt des ausgetragenen Thieres. Die Gefässe der Allantois sind in Rückbildung begriffen, die Allantois selbst ist gar nicht mit dem Chorion in Contact gekommen. Das Schnabelschild hat sich verkleinert und tritt nur noch undeutlich hervor. Die Epidermis verdickt sich zur Epitrichialhaut; die Augenlider wachsen zusammen, der Mundspalt hat sich verengt. Dottersack- und Allantoisnabel durch den Körpernabel dicht zusammengedrängt. Nur der hintere Theil des Körpers ist von dem Rumpfamnion bedeckt, der ganze übrige Körper ist vom Kopfamnion eingehüllt. Die Zitzen sind bei ♂ und ♀ deutlich zu erkennen.
- Circa* $7\frac{7}{8}$ Tag nach der Befruchtung des Eies erfolgt die Geburt. Das „Beuteljunge“ saugt sich an den Zitzen fest, so dass es nur mit Gewalt losgerissen werden kann. Die Zahl der Athemzüge beträgt circa vierundzwanzig, die der Pulzschläge circa sechzig in einer Minute. Die Lungen haben noch die Gestalt weiter Säcke, die Urniere ist noch in Thätigkeit, während die Dauerniere erst angelegt wurde. Von Sinnesorganen functionirt allein das Riechorgan; das Auge besitzt zwar Pigment, jedoch die Retina ist noch nicht in Schichten differenzirt. Von Geschmacks- und Tastorganen ist Nichts zu sehen. Hinterfüsse ohne Krallen. Das Skelet zeigt noch keine Spur von Verknöcherung. Im Ganzen finden sich 57 deutliche Wirbelanlagen. Die quergestreiften Muskeln haben noch die Gestalt von Röhren mit axialer Kernreihe, führen aber schon kräftige Bewegungen aus. Die Kloake ist sehr lang. Länge des Beuteljungen circa 13 mm.

III. Furchung und Gastrulation.

Der Eintritt der Spermatozoen in den Perivitellinraum geschieht im oberen Theile des Oviducts, wie die Anwesenheit derselben in den auf dieser Streeke vorgefundenen Eiern genügend beweist; die Furchung aber beginnt erst, nachdem die Eier in den trichter-

artig verjüngten oberen Abschnitt des Uterus eingetreten sind. Nähere Details über die Befruchtung oder über die Ausstossung der Richtungskörper kann ich hier nicht beibringen; am Anfange des fünften Abschnittes ist nur noch der Veränderungen gedacht, welche die Eihülle erfährt, während das Ei im Eileiter hinabsteigt.

Im Oviducte liegen alle Eier stets ganz dicht hinter- oder selbst nebeneinander; sobald sie aber den Uterus erreicht haben, zerstreuen sie sich und flottiren noch fast drei Tage lang in der Uterinlymphe, welche stets sehr reichlich vorhanden ist.

Die Furchung verläuft beim Opossum in etwas anderer Weise als bei den Placentalien. Meine Beobachtungen sind zwar sehr lückenhaft, da mir nur sechs verschiedene Furchungsstadien zu Gesicht gekommen sind; diese aber gaben doch Auskunft über den Modus der Furchung, und da ich die Eier fast alle in frischem Zustande untersucht und gezeichnet habe, so verdienen diese Beobachtungen volles Vertrauen.

Ich habe Eier mit 2, 4, 8, ungefähr 20, 42 und 68 Zellen gesehen; an den letzten dreien hatte die Gastrulation schon begonnen.

Alle auf Tafel XVII—XVIII abgebildeten Eier wurden, mit Ausnahme der in Fig. 1—3 dargestellten, in frischem Zustande und während der Erhärtung in Pikrinchromschwefelsäure beobachtet und gezeichnet. Leider ist die Eiweisschicht nicht ganz durchsichtig, sodass zwar die Umrisse der Eier und die Contouren der grösseren Furchungszellen stets deutlich zu erkennen waren, nicht immer aber die Details der Flächenbilder. Ich verfuhr daher folgendermassen.

Jedes Ei wurde in frischem Zustande und während der Einwirkung der Säuren mittels der Camera lucida bei etwa 200 facher Vergrösserung in verschiedenen Lagen gezeichnet, sodann gefärbt, entwässert und nach erfolgter Aufhellung in Toluol wiederum gezeichnet und diese letzteren Zeichnungen mit den früheren verglichen. Nur bei drei Eiern hatte durch Einwirkung des Boraxcarmins eine Schrumpfung stattgefunden, obwohl dies Färbemittel in stufenweise gesteigerter Concentration angewendet wurde; in den übrigen Fällen zeigte sich keine Veränderung ausser einer ganz unmerklichen Gesamtverkleinerung des Eies. In den aufgehellten Eiern war zumal die Furchungshöhle und der in dieselbe vorspringende Entodermhügel weit deutlicher zu sehen, als an den frischen Eiern. Einige derselben wurden auch in Canadabalsam, welcher mit Toluol verdünnt war, eingeschlossen; die Eier konnten nun besser in jeder Lage festgehalten und gezeichnet werden, und die spätere Einbettung in Paraffin gelang trotzdem sehr gut.

Die meisten Eier wurden dann in Paraffin eingebettet und geschnitten. Die Orientirung derselben gelang vollkommen.¹⁾ Einige wurden rechtwinklig zur Eiaxe geschnitten, die Mehrzahl parallel mit derselben; die Eier im Gastrulastadium vermochte ich sogar so zu orientiren, dass die Schnittebene der Längsaxe des zukünftigen Embryos parallel

1) Zur Orientirung sehr kleiner Objecte in Paraffin kann ich den höchst einfachen Apparat empfehlen, welchen ich im Zoolog. Anzeiger, 1885, No. 99 auf Seite 419—420 beschrieben habe. Derselbe hat mir schon oft vortreffliche Dienste geleistet.

laufen musste: die jüngere Gastrula liess nämlich schon äusserlich eine laterale Symmetrie erkennen, und bei den älteren lag der, durch einen Ballen von Gerinnsel auf's Deutlichste markirte Blastoporus excentrisch in der verdickten Keimscheibe (Taf. XVIII Fig. 3—4); in beiden Fällen war also die Embryonalaxe schon zu construiren.

Zwei Blastomeren von anscheinend gleicher Grösse fand ich bei einem Ei, welches mitsammt dem oberen Theile des Uterus gehärtet und geschnitten war. Unmittelbar davor lag ein Ei mit ungefähr 20 Furchungszellen, während im Ovidukte noch neun weitere nicht gefurchte Eier aufgefunden wurden. Bei einigen dieser Sperma enthaltenden, aber noch nicht in Furchung begriffenen Eiern waren die Granulosazellen noch ganz unverändert (Taf. I Fig. 1), bei anderen schon zu einer dünnen Membran abgeplattet.

Von dem Ei, welches 2 Blastomeren aufwies, habe ich nur eine Contourenzeichnung gegeben (Taf. I Fig. 3); Granulosamembran und Eiweisschülle zeigten nicht mehr ihre natürliche Form, sondern waren mehrfach eingebuchtet und damit die Gestalt der Blastomeren vielleicht auch nicht normal geblieben; Umriss der Blastomeren ist in der Figur 3 reproducirt, Granulosamembran und Eiweisschicht nach einem anderen besser conservirten Ei gezeichnet. Eine Zona radiata war nicht mehr deutlich zu erkennen; vielmehr erschien die innere Grenzlinie der Eiweisschicht etwas verwischt, und es ist wohl schwer zu entscheiden, ob dieser Contour der Zona oder, falls dieselbe schon resorbirt war, der Eiweisschicht angehörte. Das frühzeitige Schwinden der Zona radiata ist übrigens auch bei Eiern der Placentalia beobachtet worden, und da der Perivitellinraum sich bald sehr schnell auf Kosten der Eiweisschicht vergrössert, so muss ich annehmen, dass die Zona radiata auch im Opossum-Ei spätestens während der Furchung resorbirt wird.

Das Weibchen, welches das erwähnte in Zweitheilung befindliche Ei enthielt, war genau 5 mal 24 Stunden nach der Begattung getödtet. Die folgenden drei Entwicklungsstadien wurden dem Uterus eines durch Chloroform betäubten Weibchens 5 Tage und 8 Stunden nach erfolgter Begattung entnommen. Das Uterushorn enthielt, ausser zwei tauben, 14 befruchtete Eier, nämlich je ein Ei mit 4, 8, 42, 68 Zellen, eine junge und eine ältere Gastrula mit noch dicker Eiweisschicht, und endlich acht auf gleicher Entwicklungsstufe stehende weit grössere Keimblasen, deren Wand noch grösstentheils einschichtig war. Aus diesem Befunde ergibt sich zwischen der jüngsten und ältesten Keimblase ein Altersunterschied von etwas mehr als 8 Stunden; ich glaube jedoch, dass diese Differenz als eine abnorm grosse zu betrachten ist und dass die acht ältesten Keimblasen die normale Entwicklungsphase repräsentiren und zwar aus folgenden Gründen.

Erstens befanden sich meistens alle Embryonen ein und desselben Uterushornes auf der gleichen Entwicklungsstufe. Zweitens zeigten sich deutliche Altersdifferenzen unter den Embryonen nur dann, wenn ihre Zahl 10 bis 16 in einem Horne betrug. Da nun aber die Zahl der Saugwarzen nur zwischen 9 bis 15 schwankt, so können, weil jedes Beuteljunge eine Zitze dauernd in Anspruch nimmt, auch nicht mehr als 9 bis 15 Junge im Ganzen ernährt werden. Drittens erreichen die Keimblasen in den letzten drei

Tagen des Uterinlebens eine so bedeutende Grösse, dass nicht mehr als höchstens 9 derselben in einem Uterushorne Raum und Gelegenheit zur erforderlichen Ausbreitung des Dottersackkreislaufs finden, daher denn auch später immer einige Embryonen verkrüppeln sobald die Zahl derselben höher als 8—9 steigt. Es ist nicht anzunehmen, dass sich solche, der Ernährung der Früchte ungünstige Verhältnisse auf die Dauer würden erhalten haben.

4 Zellen (Taf. XVII Fig. 4—5). Die Contouren beider Figuren sind nach dem frischen Ei gezeichnet, die Details (Kerne, Dotterkörner) nach Schnittpräparaten. An dem frischen Ei erschienen die 4 Blastomeren von gleicher Beschaffenheit und Grösse; sie schlossen eine Furchungshöhle ein. Ihre spitzeren Pole waren einander zugeneigt und mit der Eiweisschichte ei in Berührung, die stumpferen umgekehrt. Die grossen hellen Kerne lagen deutlich excentrisch, nahe den spitzeren Polen, vor denen zwei Richtungskörper *c* zu erkennen waren. Ein zartes Gerinnsel *b* lag den stumpferen Polen gegenüber. Von einer Dotterhaut war weder hier noch in anderen Präparaten irgend eine Spur aufzufinden. Die Zahl der Dotterkörner in den vier Furchungszellen ist im Vergleich zu den Eiern der meisten anderen Säugethiere eine beträchtliche zu nennen. — Durch die Behandlung mit Boraxkarmin war das Ei stark geschrumpft und die Blastomeren gegeneinander verschoben, sodass ich mein Balsampräparat nur noch dazu benutzen konnte, um die Dotterkörner und -körnechen in die Zeichnung einzutragen.

8 Zellen. Figur 6 ist eine Copie der Zeichnung, welche ich nach dem frischen Ei mittels der Camera lucida entworfen habe, jedoch um das Doppelte vergrössert. Ich zählte deutlich 8 Zellen, 7 von anscheinend gleicher Grösse und eine kleinere; die Zellen waren in zwei Kreisen, allerdings etwas unregelmässig, geordnet; Kerne waren nicht gut zu erkennen. — Leider ward auch dieses Ei durch die Färbeflüssigkeit stark verändert, sodass ich aus der Schnittserie das ursprüngliche Bild nicht reconstruiren kann. Etwas verdächtig ist mir die Ablagerung von kleinen kernfreien Dotterkornballen in dem perivitellinen Raum, während doch bei den weiter fortgeschrittenen Stadien dergleichen Ballen nur in der Furchungshöhle sich vorfinden. Die innere Beschaffenheit schien bei allen Furchungskugeln die gleiche; die Kerne waren hier, sowie auch in den beiden zunächst zu beschreibenden Eiern rund und auffallend hell.

Circa 20 Zellen. Dieses Ei war mitsammt dem Uterus gehärtet und geschnitten: da aber die Furchungskugeln durch die geschrumpften Eihüllen zusammengedrückt und wahrscheinlich auch dislocirt waren, so verzichte ich auf eine nähere Beschreibung. In der Furchungshöhle war eine grosse Zelle (Entodermzelle) zu erkennen.

42 Zellen (Figur 7, Reconstructionsbild, vom Blastoporus gesehen; Figur 8 im Längsschnitt. Eiweissmantel und Granulosamembran sind weggelassen). Das Blastoderm wird aus Zellen von abgestufter Grösse zusammengesetzt: die den Blastoporus umschliessenden und ihm nahe liegenden Furchungszellen sind die grössten, während die am Aequator

gelegenen Zellen bedeutend kleiner werden und an der dem Blastoporus entgegengesetzten Region das Minimum ihrer Grösse erreichen. Die grösseren Zellen sind nicht nur absolut, sondern auch relativ reicher an Dotterkörnern und erscheinen daher undurchsichtiger als die kleineren. In der Gegend des Blastoporus liegt eine, von fünf Zellen umstellte Oeffnung, welche direkt mit der Furchungshöhle communicirt; in letztere ist eine einzige grosse, mit Dotterkörnern beladene Entodermzelle eingerückt. In der Furchungshöhle findet sich ferner ein zartes Gerinnsel und eine Anzahl kleiner Ballen, welche aus Dotterkörnchen zusammengesetzt sind, aber keinen Kern enthalten. Das Blastoderm liegt dem Eiweissmantel nur zum Theil fest an, zum Theil ist es deutlich von ihm getrennt. Mehrere Spermatozoen waren im Perivitellinraum sichtbar.

Es ist unwahrscheinlich, dass dieses in der Gastrulation begriffene Ei nicht normal sei; denn wenn ich von zwei zweifelhaften Fällen absehe, so habe ich niemals Eier aus den ersten Tagen aufgefunden, welche auf irgend welche Anomalie der Entwicklung hinwiesen. Dazu kommt, dass das zunächst zu beschreibende etwas ältere Ei ein gleiches Verhalten zeigte. Bekanntlich fand auch VAN BENEDEN (No. 5) bei der Fledermaus ein Stadium von 8 Blastomeren auf, in welchem eine einzige grosse Entodermzelle in's Innere gerückt war. Ueber die Frage, ob aus dieser einzigen „Entodermzelle“ das ganze Entoderm, oder auch sogar die Chorda nebst den Coelomlappen abzuleiten sei, darüber will ich mich weiter unten aussprechen. Ueber die Orientirung der Gastrula im Allgemeinen kann aber kein Zweifel herrschen.

Das Loch am Blastoporus B1 ist ohne Frage eine ganz vorübergehende Bildung, wie sie entweder durch das Einrücken der Urentodermzelle in's Eiinnere, oder auch durch die während der Zweitheilung verursachte Auseinanderdrängung benachbarter Zellen hervorgerufen wurde. In Figur 10 ist ein offenes Loch nicht mehr zu sehen, später kann dasselbe gelegentlich wieder auftreten (Taf. XVIII Fig. 3—4). Wer die Furchung von holoblastischen Eiern anderer Thiere unter dem Mikroskope ein Mal längere Zeit hindurch genau verfolgt hat, wird sich erinnern, dass zwischen den Furchungszellen häufig Lücken auftreten; ja dies ist sogar die Regel während der frühesten Furchungsphasen, wo die Zellen noch relativ freiere Bewegungen ausführen können, eine grössere Vigorosität besitzen und unmittelbar nach jeder Theilung ziemlich vollständige Kugelgestalt annehmen. Wenn nun zu diesen Factoren sich noch der Umstand gesellt, dass, wie es ja häufig im Beginne der Furchung der Fall ist, viele oder sogar alle Zellen zugleich sich theilen, so ist einer Verschiebung und Umlagerung der Zellen Vorschub geleistet. Aus gleichen Gründen wird aber eine grössere Lücke, auch wenn sie nach dem, der Theilung nachfolgenden Collaps der Zellen bestehen geblieben ist, gelegentlich wieder ausgefüllt werden können. Fast alle in Fig. 7 und 8 dargestellten Zellen befinden sich offenbar im Collaps, und nur in der Gegend des Blastoporus als auch an dem fast diametral gegenüber liegenden Orte a findet sich eine Lücke; in der Fig. 10 ist die letztere Lücke noch erhalten, die erstere aber nicht mehr. Möglich, dass die in Fig. 7—8 erkennbare Lücke

direkt durch den Austritt der Urentodermzelle in das Eiinnere veranlasst wurde, und so unwahrscheinlich ist es nicht, dass die Lücke a der Rest jener anfangs weiten vorderen Oeffnung ist, wie sie bei manchen regulär oder äqual sich furchenden Eiern im Beginn der Blastulation auftritt.¹⁾ Ist die letztere Vermuthung richtig, so könnte vielleicht schon in der Fig. 8 und 10 die Längsaxe und das Rechts und Links des zukünftigen Embryos festgelegt werden, indem in beiden Fällen die einzige Entodermzelle die gleiche Lage zu der Lücke a aufweist und damit zugleich wahrscheinlich die Embryonalaxe andeutet, welche in den Medianschnitten Fig. 8 und 10 rechts aufwärts nach oben zu führen wäre. Da aber aus Fig. 11 diese Orientirung schon nicht mehr mit Sicherheit gewonnen werden kann und in Fig. 1—2 der Tafel XVIII garnicht erkennbar ist, so begnüge ich mich hier mit der Vermeldung des Befundes.

Auf welche Weise die in Fig. 8, 10 und 11 mit i bezeichneten kernlosen Dotterballen in die Furchungshöhle gelangen, weiss ich nicht zu sagen; in den ersten beiden Stadien der Furchung fehlen sie ganz, ebenso auch in den älteren Gastrulastadien; man wird daher zu der Annahme gedrängt, dass diese Dotterballen von den Furchungszellen ausgestossen, bald aber wieder resorbirt werden. Ich habe keinen Grund anzunehmen, dass es sich hier um eine pathologische Bildung handle, um so weniger, als die Vertheilung der Dotterelemente in den Zellen bei Beginn der Gastrulation eine so sehr verschiedene ist. Vielmehr sehe ich in der Ausstossung dieser Dotterballen einen bedeutungsvollen Hinweis auf die vormalige Existenz eines grossen Nahrungsdotters bei den Vorfahren der Beutelthiere. Ich werde am Ende des Abschnittes diese Verhältnisse ausführlicher besprechen.

68 Zellen. In Figur 10 ist ein, genau mittels der Camera lucida gezeichneter Axenschnitt wiedergegeben, in Fig. 9 die Reconstruction aus der Schnittserie. Es mag auffallen, dass in der Fig. 8 eine grössere Zahl von Zellen in der Schnittebene liegen als in Fig. 10, obwohl doch die erstere einem Ei von nur 42 Zellen entnommen ist. Gleichwohl hat die Sache ihre Richtigkeit; in Fig. 10 sind die Zellen zufällig alle in der Mitte getroffen, in Fig. 8 aber nicht. Um aber nicht den Eindruck hervorzurufen, als seien die Zellkerne der Fig. 8, welche natürlich ebenfalls seitlich angeschnitten waren und in der Schnittebene zum Theil sehr klein erschienen, überhaupt sehr klein, so habe ich dieselben auch in den Zellen der Fig. 8 in ihrer grössten Ausdehnung eingetragen, auch wenn sie dem benachbarten Schnitte entlehnt werden mussten. — Auch dieses Stadium kann als beginnende Gastrulation bezeichnet werden.

In Figur 11 ist der Längsschnitt einer etwas älteren Gastrula wiedergegeben. Denn am frischen Ei und während der Fixirung in Pikrinchromschwefelsäure konnte sowohl der Aussencontour der Zellen und die grubenartige Einziehung Bl, als

1) Vergl. Heft II dieser „Studien“, Tafel IX.

auch die Zellenmasse eu und die Furchungshöhle f sehr deutlich wahrgenommen und gezeichnet werden. Das Gebilde glich etwa einer an zwei nicht genau diametral gegenüber liegenden Polen abgeplatteten Kugel, deren oberer Theil, bei gleichzeitiger Fixirung der unteren Fläche, in der Richtung der kürzesten Verbindungslinie der Polenden zur Seite gedrückt ist. Die Einbettung in Paraffin geschah so, dass die Schnittebene mit dieser kürzesten Verbindungslinie zusammenfallen musste, was nach wiederholtem Hin- und Herrollen des Eies im geschmolzenen Paraffin unter starker Lupenvergrößerung recht gut gelang.

Wie aus der Zeichnung hervorgeht, sind die Kerne der Ektodermzellen durchschnittlich grösser als die der Entodermzellen, die Leiber der ersteren heller als die der letzteren; aber in der Umgebung der Einbuchtung Bl verwischen sich diese Unterschiede, sodass ich nicht entscheiden kann, welche dieser Zellen zum äusseren, welche zum inneren Keimblatte gehören, oder ob überhaupt hier die morphologische Sonderung schon eingetreten sei, mit anderen Worten, ob der Prozess der lokalen Einsenkung des Blastoderms, d. h. die Gastrulation, schon beendet sei oder nicht. Ich halte die letztere Ansicht für die richtige, aus Gründen, welche weiter unten entwickelt sind. — Aus der Abbildung ist ferner zu entnehmen, dass der Entodermkeim en nicht ein einschichtiges Zelllager darstellt, sondern einen flachen Haufen, aus dessen Verband aber etliche — im Ganzen 7 — Entodermzellen sich gelöst haben und isolirt der Innenwand des Ektoderms anliegen. Nebst feinem, wolkigen Gerinnsel, welches dem Entodermkeim auflagert, finden sich in der Furchungshöhle noch vereinzelt kernfreie Dotterballen. Bei a erkennt man einige auffallend kleine Zellen; ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich diesen Ort mit dem in Fig. 8 und 10 durch den Buchstaben a bezeichneten Pol identificire.

Eine ältere Gastrula ist auf Tafel XVIII in Fig. 1—2 dargestellt. Fig. 1 ist nach dem frischen Ei mittels der Camera gezeichnet, Fig. 2 nach einem medianen Längsschnitt.

Der äussere Umfang des Eies hat sich nicht vergrössert, der Eiweissmantel aber hat, von Innen her, an Dicke abgenommen, sodass dessen Binnenhöhle geräumiger geworden ist. Die Gastrula ist gewachsen, hat sich in der Richtung der Eiaxe verlängert und besitzt Eiform; sie zeigt keine grubenartige Einsenkung mehr am Blastoporus, ist aber in dessen Umgebung schwach abgeplattet. Leider bewirkte die Färbung eine einseitige Schrumpfung, sodass ich aus den Schnitten nicht mehr feststellen konnte, ob auch in diesem Stadium der Entwicklung noch eine Lateralsymmetrie herrschte; am frischen Ei war sie nicht zu erkennen.

Im Uebrigen unterscheidet sich diese Gastrula nicht wesentlich von der auf Tafel XVII in Fig. 11 abgebildeten. Die Entodermzellen haben sich vermehrt, sind aber noch nicht zu einem einschichtigen Lager ausgebreitet; Dotterballen traf ich nicht an.

Etwa 10 Stunden alt sind die in Fig. 3—4 im Längsschnitt abgebildeten Gastrulae. Vergleicht man diese mit dem zuletzt beschriebenen Stadium, so ergeben

sich folgende Veränderungen. Der äussere Eiumfang hat nur ganz unbedeutend zugenommen, dagegen ist ein grosser Theil des Eiweissmantels schon resorbirt; seiner Innenfläche liegt die Gastrula fest an, ohne merklichen Zwischenraum. Die Zahl der Ekto- und Entodermzellen erscheint garnicht oder nur unbedeutend vermehrt, ihre Gestalt dagegen und Lagebeziehungen haben sich geändert: die Ektodermzellen bilden ein Lager abgeplatteter Zellen, die im Bereiche des Fruchthofs ihre grösste Dicke zeigen, der Entodermkeim hat sich zu einer einschichtigen Zellenscheibe ausgestreckt, welche etwas über die Ränder des Fruchthofs hinausragt; einzelne stark abgeplattete, isolirte Entodermzellen liegen bis über den Aequator des Eies hinaus, doch ist mehr als die Hälfte der Keimblasenwand noch frei von Entodermzellenbelag. In allen 8 Keimblasen dieser Entwicklungsphase war der Ort des Blastoporus an dem von Innen her aufgelagerten Gerinnselballen erkennbar, an dreien Keimblasen war zugleich an dieser Stelle, welche excentrisch im Fruchthofe lag, eine Zellenlücke vorhanden. Mehrfach fanden sich karyokinetische Figuren in den, dem Blastoporus zunächst gelegenen Zellen; in dieser Gegend waren die Entodermzellen weniger stark abgeplattet. Allermeist sind die Kerne der Entodermzellen etwas kleiner als die der Ektodermzellen. Beachtenswerth ist, dass der Eiweissmantel im Bereiche der Keimscheibe am dünnsten erscheint, an der gegenüberliegenden Seite am dicksten, ein Verhalten, welches noch längere Zeit andauert.

Die nächsten Veränderungen, welche die Keimblase erleidet, bestehen in der Ausbreitung der Entodermanlage zu einem geschlossenen Blatte, einer Vermehrung der Zellen der beiden Grundblätter, der fortgesetzten Resorption des Eiweissmantels und einer Vergrösserung des Eiumfanges. Zugleich verschwindet das im vorhergehenden Stadium noch bemerkbare Gerinnsel unterhalb des Blastoporus, sodass der letztere für die nächste Zeit nicht mehr erkannt werden kann.

In Figur 1—4 der Tafel XIX ist eine Keimblase abgebildet, welche einem Uterushorne genau 6 Tage nach der Begattung des Mutterthieres, also 24 Stunden nach der Befruchtung des Eies, entnommen war. Fig. 1 stellt ein ganzes Ei vor. Die Kerne des Ektoderms sind mit dunkelgrauer, jene des Entoderms mit rother Farbe bezeichnet; der Eiweissmantel war in der Zeichnung angegeben, ist aber beim Lithographiren vergessen worden. In der Mitte befindet sich ein dunkleres Feld, die Keimscheibe; hier stehen die Ektodermzellen dichter beisammen und besitzen prismatische Form, während sie ausserhalb derselben ganz abgeflacht sind und erst allmählig nach dem entgegengesetzten Pole zu wieder höhere bis würfelförmige Gestalt bekommen (Fig. 2—3). Umgekehrt erscheint auf Schnitten der Eiweissmantel über dem Fruchthofe nur als eine schwächige Lage, seitlich oder weiter abwärts dagegen viel dicker. Die Granulosamembran Z ist noch vollständig erhalten.

Keimblasen von 36 Stunden zeigen ungefähr das gleiche Verhalten, nur ist die Zellenzahl beträchtlicher und der Gesamtumfang grösser geworden. Ausserdem hat sich der Fruchthof ausgebreitet und dabei zusehends verflacht, sodass die Keimblasen

nicht mehr genau kugelrund sind; der Eiweissmantel nimmt an Dicke wiederum ab und scheint sogar oberhalb des Fruchthofs und in dessen Umgebung fast vollständig geschwunden. Zellen sowohl wie Kerne haben sich, in Folge der Theilung, verkleinert.

Fig. 5 wurde leider vom Lithographen etwas schematisch gehalten; die dunkeln Kerne des Ektoderms erscheinen partienweise in Reihen angeordnet, was allerdings auch wirklich vorkommt, jedoch nicht ganz in solcher Regelmässigkeit, Ausdehnung und Häufigkeit, wie dies die Lithographie zeigt. Der Fruchthof ist unregelmässig rundlich. Einen medianen Durchschnitt durch eine gleichaltrige Keimblase stellt Fig. 6 vor. Von einem Blastoporus war Nichts zu bemerken.

Stadien, an denen die erste Entstehung des Mesoderms zu verfolgen gewesen wäre, habe ich zu meinem Bedauern nicht gesehen. 48 Stunden nach Beginn der Furchung ist schon der Primitivstreif nebst den Sichelhörnern des Mesoderms angelegt. In den Figuren 6—8 der Tafel XVIII habe ich drei Keimblasen abgebildet, welche unter den sieben gleichzeitig vorgefundenen am meisten in ihrer Entwicklung differirten; zur leichteren Orientirung ist in ihnen das Mesoderm in seiner ganzen Ausdehnung durch violetten Ton hervorgehoben; auch der Primitivstreif selbst trägt diesen Ton. Querschnittserien lehren, dass eine mittlere Zellschicht im ganzen Bereiche des Primitivstreifens liegt.

IV. Vergleichende Betrachtung der Furchung und Gastrulation bei den Knochenfischen, Sauropsiden und Mammalien.

Die Angaben derjenigen Forscher, welche die Eifurchung der Säugethiere genau verfolgt haben, differiren in mehreren Hinsichten; nur darin stimmen alle überein, dass die Furchung eine totale, dass die Blastomeren vollständig oder doch nahezu gleich an Grösse, und dass endlich die erste Furchungsebene (und damit die Eiaxe) nicht mit der Längsaxe der zukünftigen Gastrula coincidirt. Letzteres Verhalten wird zwar nicht ausdrücklich hervorgehoben, geht aber doch aus den betreffenden Abbildungen hervor.

Am genauesten hat bekanntlich VAN BENEDEN, zum Theil in Gemeinschaft mit JULIN, die Furchung und Gastrulation des Eies der Kaninchen und der Fledermäuse studirt. In den meisten Fällen unterscheiden sich schon die ersten beiden Blastomeren ein wenig in Bezug auf Grösse als innere Beschaffenheit: die grössere etwas hellere Zelle nennt VAN BENEDEN die ektodermale, und aus ihr soll das Ektoderm hervorgehen; die etwas kleinere und körnchenreichere die entodermale. Beide Blastomeren halbiren sich; bald wurden alle vier in gleichem Niveau gefunden, bald erschienen dieselben derartig gegen einander verschoben, dass die Verbindungslinien der Centren je zweier Zellen gleichen Ursprungs rechtwinklig zu einander standen. Schon im nächsten Furchungs-

stadium tritt eine einzige der entodermalen Zellen in das Centrum des Eies, während im Weiterverlauf die ektodermalen Zellen sich rascher abfurchen als die entodermalen: letztere unterscheiden sich stets deutlich durch den grösseren Körnchenreichthum ihres Protoplasmas. Es rücken dann die entodermalen Zellen in Gestalt eines Propfens in's Innere und erfüllen die Furchungshöhle vollständig, indem sie zugleich von den ektodermalen Zellen umwachsen werden. Bald aber erweitert sich, mit der Vergrößerung der Keimblase, die Furchungshöhle, der Entodermkeim breitet sich schüsselartig aus und wird endlich einschichtig; am Blastoporus treten einige Entodermzellen noch lange Zeit frei an der Oberfläche des Eies zu Tage, selbst noch zur Zeit, wo das Entoderm sich schon zur Hohlkugel ausgebreitet hat. Das Auftreten einer flachen Zellschicht zwischen Ektoderm und Entoderm bleibt einstweilen noch problematisch: VAN BENEDEN bezeichnet sie, aber gewiss mit Unrecht, als Mesoderm.

Es lässt sich aus der sonst so ausgezeichneten Beschreibung VAN BENEDEN's nicht mit Sicherheit entnehmen, in welcher Weise die ursprüngliche Eiaxe durch die Umlagerung der ersten 4 Blastomeren verlegt wird; nur dieses geht mit Bestimmtheit daraus hervor, dass Eiaxe und Axe der zukünftigen Gastrula nicht zusammen fallen! Und ebenso lehren die Abbildungen aller übrigen Arbeiten, welche die Furchung des Säugethier-eies verbildlichen, dass eine Verlagerung der Eiaxe während des zweiten Furchungsstadiums stattfindet, während eine so frühzeitige Scheidung der Eizelle in ektoblastische und entoblastische Blastomeren nirgends vermerkt ist; vielmehr sollen die Furchungszellen anfänglich gleich sein an Grösse und Beschaffenheit. Austossung von Dotterkorn-Ballen wurde nirgends beobachtet.

Anders beim Opossum. Weder die ersten zwei, noch die ersten vier Blastomeren unterscheiden sich untereinander; eine Verlagerung derselben findet nicht statt, und die dritte Furchungsebene schneidet rechtwinklig zu den ersten beiden ein. Das Letztere konnte allerdings nicht direkt beobachtet werden, geht aber aus der Gestalt der vier Blastomeren hervor; denn dieselben sind konisch und neigen sich mit ihren spitzeren Enden gegeneinander, indem ihre Kerne nicht centrisch, sondern den spitzeren Enden genähert liegen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass durch die dritte Furchungsebene jede der vier Blastomeren in eine kleinere ektodermale und eine grössere und körnchenreichere entodermale Zelle zerfällt, doch konnte dies Verhalten wegen der mangelhaften Durchsichtigkeit des Eiweissmantels nicht mit Schärfe constatirt werden; sicher ist aber, dass, bevor noch circa 32 Zellen entstanden sind, ein beträchtlicher Unterschied der die vordere und hintere Seite der Blastula bildenden Zellen existirt: erstere sind kleiner und durchsichtiger, letztere grösser und durch zahlreiche Körner getrübt. Ich glaube aus diesen Befunden den Schluss ziehen zu dürfen, dass die Eifurchung beim Opossum sich in ihren Anfangsstadien nicht wesentlich unterscheidet von derjenigen Art wie sie bei den meisten übrigen äqual sich abfurchenden Eiern beobachtet worden ist, wo die Eiaxe mit der Axe der Gastrula vollständig oder doch nahezu zusammen fällt.

Die Gastrulation und Anlage des Mesoderms geschieht aber durchaus nicht vollkommen und rein nach dem Typus der Invagination bzw. der Divertikelbildung des Urdarms, wie dies doch bei den holoblastischen Eiern der Enterocoelien die Regel ist, und in dieser Beziehung stimmt die Blätteranlage beim Opossum mit der der übrigen Säugethiere überein. Und nicht nur mit dieser, sondern auch mit der der übrigen Amnioten. Bekanntlich hat man schon längst aus der auffallenden Congruenz der Blätteranlage bei allen Amnioten Rückschlüsse auf die Stammverwandtschaft der Mammalia und Sauropsidae gezogen. Die Entwicklung des Opossum bietet manche Eigenthümlichkeiten, welche die Berechtigung dieser Schlussfolgerungen in helles Licht setzen, und ich will daher meine Ansichten über die Frage nach der Herkunft der Säugethiere, soweit sich dieselbe auf die ontogenetischen Thatsachen stützt, hier ausführlicher darlegen. Auf die einschlägige Literatur einzugehen, würde zu weit führen und wäre auch überflüssig, da diese Fragen in der letzten Zeit vielfach ventilirt sind.

Wie alle Wirbelthiere, so gehören die Mammalien sicherlich zu den Enterocoeliern (im Sinne der Gebrüder HERTWIG). Gleichwohl vollzieht sich die Gastrulation nicht nach dem Typus der Embolie, sondern der Urdarm entsteht als ein solides Gebilde, als Zellenplatte, welche sich auf Umwegen zu den, allen Wirbelthierembryonen zukommenden 4 Grundorganen herausbildet, nämlich dem eigentlichen Darm, den beiden Coelomsäcken und der Chorda dorsalis. Noch bei den Amphibien erscheinen die letzteren drei Gebilde ursprünglich als Urdarm-Divertikel, wie bekanntlich O. HERTWIG (No. 10) und später etwas ausführlicher LAMPERT (No. 15) zur Evidenz dargethan haben; bei den Mammalien hingegen ist dieser typische Entstehungsmodus derart verändert, dass Chorda und Coelomsäcke hier kaum noch als Derivate des Urdarms erkannt werden können, ja bis in die neueste Zeit hinein meistens als Ektodermgebilde beschrieben wurden, eine Auffassung, welche sich mit unseren morphologischen Grundbegriffen so wenig verträgt, dass sie eine ernstliche Widerlegung nicht beanspruchen kann und deren eigentlich auch nicht bedarf. Das lehrt die nachfolgende Betrachtung, welche durch Heranziehung der Blätteranlage bei den Knochenfischen zugleich den Versuch in sich schliesst, die frappante Analogie jener Modificationen der Blätteranlage darzuthun, welche sich in verschiedenen Wirbelthierklassen, unabhängig von einander, herausgebildet hat: als Ursache dieser Modificationen erscheint in allen Fällen die Anwesenheit eines grossen Nahrungsdotters.

Nicht nur bei den meroblastischen Eiern der Reptilien und Vögel, sondern auch bei denen der Haie und Teleostier geschieht die Gastrulation und Mesodermanlage nicht durch den Process der Aus- und Einstülpung; der grosse, dem Protoplasma des Eies angefügte Nahrungsdotter setzt der freien Entfaltung dieser Primitivorgane ein mechanisches Hinderniss entgegen: Urdarm, Chorda und Coelomsäcke treten als solide Gebilde auf, und erlangen erst später ihre Lumina.

Bei den Knochenfischen z. B., wo mir diese Verhältnisse aus eigener Anschauung durch die Untersuchungen VON KOWALEWSKI's (No. 18 und 19) genauer bekannt

geworden sind, erscheint der Entoblast anfangs als eine, unter dem Ektoderm gelegene Platte, deren Zellen aber anfänglich nicht gegen den Dotter abgesetzt sind, vielmehr mit ihren Leibern in den gemeinsamen Dotter ohne Grenze übergehen, so dass anfangs der Dotter selbst als unterer Abschnitt der Entoblastzellen zu betrachten ist. Durch fortgesetzte Theilung dieser im Dotter fussenden Entoblastzellen entsteht eine mehrschichtige Zellenplatte, welche sich in der Folge in fünf Partieen gliedert: 1) eine dem Dotter auflagernde unterste Zellschicht, welche, vermuthlich in Folge ihrer intimen Verbindung mit dem Dotter, bald zu Grunde geht, indem die Kerne zerfallen; dies ist die sog. „intermediäre Schicht“; 2) die eigentliche Darmanlage besteht aus einem kleinen, häufig als Blastoporus sich öffnender Sack (KUPFFER's „Allantois“), und einem kopfwärts sich fortsetzenden soliden Zellenstrange (Anlage des Mitteldarms); 3) ein dicker rundlicher, über dem letzteren gelegener, ebenfalls auf der „Allantois“ fussender Zellenstrang, die Chorda; und 4) zwei seitliche Zellenlappen, die Anlage der Coelomsäcke. — Die wahre Natur der Chorda, sowie der Coelomsäcke als Urdarmdivertikel ist also im Ei der Knochenfische nicht mehr zu erkennen, indem sich dieselben von ihrem Mutterboden, nämlich von der sub 2 genannten Darmanlage, erst dann sondern, nachdem sie die Gestalt umfänglicher Zellenstränge angenommen haben. Ob ihr eigentlicher Bildungsheerd ausschliesslich die „Allantois“ sei oder ob der vor derselben gelegene solide Zellenstrang sich nicht ebenfalls am Aufbau des Mesoderms (Chorda und Coelomsäcke) theilige, ist, wie ich glaube, noch nicht entschieden. Leicht zu constatiren ist aber, dass der Blastoporus, welcher in Folge der ausserordentlichen Verflachung der Keimscheibe nach oben gedrängt wird, sodass derselbe hinten auf den Rücken des Embryos zu liegen kommt, sich dauernd schliesst, dass das Ektoderm denselben überwuchert, dass ferner das Lumen der Allantois (vielleicht nur zeitweilig?) schwindet, und endlich dass die Allantois selbst, wenigstens einige Zeit lang, scharf von der vor ihr liegenden soliden Darmanlage abgegrenzt ist.

Ganz ähnlich, wenn auch mit einigen Abweichungen, geschieht die Gliederung des Urdarms oder Entoblasts in den meroblastischen Eiern der Sauropsiden. Auch hier kann man die gleichen Abschnitte der Keimblätter zu gewissen Zeiten unterscheiden: 1) eine dem Dotter auflagernde Zone von Zellen, welche, wie z. B. GASSER (No. 8 und 9) beim Ei des Kanarienvogels zeigte, anfänglich nicht gegen den Dotter abgesetzt ist, sondern vielmehr erst während der Furchung sich abschnürt, eine Art „intermediärer“ Schicht, die aber hier nicht zu Grunde geht, sondern am Aufbau des Embryos theilnimmt; dies ist der als Parablast, Dotterzellen, Dotterkerne, Bodenzellen etc. beschriebene Theil des Entoblasts. 2) Das eigentliche Entoderm, bestehend aus einer anfangs soliden Zellenplatte, die sich bald in zwei Partieen trennt, nämlich in den als Gastrulamund oder Prostoma nach Aussen sich öffnenden „Primitivstreif“ mit der Primitivrinne (Axenstrang, HIS, KUPFFER), und die eigentliche Darmanlage (Paraderm, KUPFFER), vulgo „Entoderm.“ 3) Die Chorda dorsalis, welche nach vornen aus dem Primitivstreif

hervorwächst („Kopffortsatz“ des Primitivstreifs, „Chordaanschwellung“). 4) Die beiden Sichelhörner (KUPFFER, KOLLER) oder Mesodermklappen, als deren Mutterboden ebenfalls die Wandungen der Primitivrinne zu betrachten ist, und welche zweifellos die Anlage der paarigen Coelomsäcke darstellen, während das rinnenartige primäre Lumen derselben, welches quer zur „axialen“ Primitivrinne steht oder dieselbe durchkreuzt, als Sichelrinne bezeichnet ist.

Die Analogie der Blätteranlage bei den Knochenfischen einerseits, bei den Amnioten andererseits ist frappant, und es wäre hiermit wieder ein hübscher Beleg beigebracht, wie bei verschiedenen Thiergruppen unabhängig von einander ähnliche Veränderungen des Eies (einseitige Anhäufung von Nahrungsdotter)¹⁾ auch ähnliche Umgestaltungen der Primitivorgane zur Folge haben. Es ist nur die Frage, ob die hier gezogene Parallele auf richtigen Deutungen beruhe! Daran zweifle ich nicht, nachdem ich die Entwicklung der Selachier, Knochenfische, Amphibien, Vögel und Säugethiere selber an frischen Objecten und an Präparaten näher verfolgt habe. Die sog. „Allantois“ der Teleostier muss ebenso wie die „Primitivrinne“ (Primitivstreif, Axenstrang, HIS und KUPFFER) der Amnioten als hinterer Abschnitt des Urdarms betrachtet werden, denn beide Gebilde stehen, sei es dauernd (Teleostier), sei es vorübergehend (Canalis neurentericus der Amnioten) mit der vorderen Darmanlage (vulgo Entoderm) in Verbindung, auf beiden Gebilden fusst das Mesoderm (Chorda und Coelomsäcke); beide Gebilde endlich markiren den Ort des Gastrulamundes, und zwar bei den Knochenfischen häufig, bei den Amnioten stets in Gestalt einer veritablen Einbuchtung.

Nur ein einziges Bedenken kann gegen die hier gezogene Parallele erhoben werden: es ist nämlich bisher noch nicht bewiesen, ob die „Allantois“-Öffnung der Knochenfische, sowie die Primitivrinne der Amnioten mit dem vegetativen oder Invaginations-Pole der Blastula identisch sei. Diesen Nachweis vermag ich zwar auch nicht zu liefern, aber der folgende Sachverhalt ist doch wohl geeignet, die Frage der definitiven Entscheidung nahe zu bringen.

Die Keimblase des Opossum lässt circa 10 Stunden nach Beginn der Furchung schon den Fruchthof unterscheiden; in seinem Bereiche sind die Ektodermzellen grösser und dicker. Zugleich ist immer auch noch der Ort der Entodermeinstülpung, der Blastoporus zu erkennen; derselbe liegt nicht in der Mitte des Fruchthofs, sondern deutlich excentrisch. Excentrisch in der Keimscheibe liegt ebenso die Primitivrinne der Sau-

1) Die Anhäufung von Nahrungsdotter im Ei bedingt bekanntlich nicht ohne Weiteres eine Modification des Furchungsprocesses. Alle Echinodermeneier z. B. furchen sich total, sowohl die kleinsten mit spärlichen, als auch die hundertmal grösseren mit zahllosen Dotterkörnern. Auch die Eier der Amphibien weisen ja eine totale Furchung auf, obwohl sie reichlich mit Dotterkörnern beladen sind. Eine partielle Furchung tritt nur da auf, wo die Quantität des Protoplasmas gegen die Dottermassen ganz zurücktritt und verschwindend klein wird. — Alecithale Eier im eigentlichen Sinne sind mir noch nicht vorgekommen; Reservestoffe in Form von Körnchen, Plättchen oder Tropfen finden sich wahrscheinlich in allen reifen thierischen Eiern, sei es, dass sich dieselben aus dem Eiprotoplasma direkt verdichten, sei es, dass sie durch eindringende zerfallende Granulosaellen oder Wanderzellen gleichsam als fremde Körper im Ei deponirt werden, um vor, während oder nach der Furchung gelöst und assimiliert zu werden.

ropsiden und Teleostier, und da nun VAN BENEDEN und JULIN nachgewiesen haben, dass in der Gastrula der Fledermäuse einige echte Entodermzellen sich nicht in's Innere begeben, sondern oberflächlich liegen bleiben, sich den benachbarten Ektodermzellen in gleichem Niveau anschliessen und gleichsam eine Lücke des Ektodermmantels ausfüllen — so hat die Annahme nichts Befremdendes mehr, dass diese mit den benachbarten Ektodermzellen in Contact stehenden oberflächlichen Entodermzellen ihren Ort nicht verlassen und, nachdem die übrigen Entodermzellen sich an der Innenseite des Ektoderms ausgebreitet haben, als Bildungsheerd der Chorda und der Coelomsäcke fungiren. Schon KUPFFER nennt die Zellen der Primitivrinne (des „Axenstrangs,“ wie er dies Gebilde mit HIS bezeichnet wissen will), entodermale, eben weil aus ihnen das Mesoderm hervorgeht; hier wäre aber die immerhin sehr auffallende oberflächliche Lage der hinteren Urdarmtasche durch ontogenetische Befunde erklärt.

Wenn demnach die Wandung der Primitivrinne nichts anderes ist als der hintere Abschnitt des Urdarms, welcher sich in Folge der frühzeitigen enormen Flächenausdehnung der Keimscheibe vom übrigen blattartig sich ausbreitenden Theile des Entoderms abgrenzte, so erscheint es doch seltsam, dass diese Vorgänge bei den Säugethieren deutlicher wahrgenommen werden können als bei ihren Vorfahren, den Sauropsiden. Darauf ist zu erwidern, dass die Eifurchung bei Reptil und Vogel bisher noch nicht mit genügender Genauigkeit untersucht wurde. Ich zweifle nicht, dass der Ort des Gastrulamundes auch in der Keimscheibe der Sauropsiden, bevor noch die Furchung ihren Abschluss erreicht hat, wird aufgefunden werden, und zwar als eine excentrisch an deren Oberfläche gelegene Zellengruppe. Es würde zu weit führen, den Einfluss hier näher zu erörtern, welchen die Anwesenheit des grossen Nahrungsdotters der Sauropsiden auf die Verlegung der verticalen Eiaxe in eine tangential Gastrulaaxe ausüben könne.¹⁾ Beim Opossum ist dieser Process der Axenverlegung aus den Abbildungen der Tafel XVII und XVIII leicht abzulesen; bei den Sauropsiden ist derselbe noch unbekannt. Hier fehlen Beobachtungen.

Aus diesen Betrachtungen lässt sich der folgende Schluss ziehen. Da die Blätteranlage der Säugethiere nach jenem complicirten Modus geschieht, wie derselbe ausserdem nur noch bei meröblastischen Eiern beobachtet wird, so müssen wir annehmen, dass die direkten Vorfahren der Säugethiere meröblastische Eier besaßen. Die Complication der Blätteranlage bei den Säugethieren ist eine atavistische Reminiscenz; sie vererbte sich von den Reptilien auf die Säuger und erhielt sich auch dann noch fast unverändert, nachdem der Nahrungsdotter aus den Eiern allmählig zum Verschwinden gekommen war; functionell trat dann an Stelle des Nahrungsdotters die Lymphe des mütterlichen Uterus, die Uterinmilch, das Serum der Uteringefässe.

1) RAUER giebt in seinem bekannten Aufsatz „Noch ein Blastoporus“ ein Schema der Blätteranlage der Vögel. Ausser der Primitiv- und Sichelrinne wird hier noch ein zweiter Blastoporus, ein „Prostoma marginale“ unterschieden. Ich halte diese Auffassung nicht für richtig, wie ich an einer anderen Stelle erläutern werde

Dass ferner das gemeinsame Vorkommen einer Allantois, eines Amnion, eines Dottersacks, eines „Fruchthofes,“ sowohl bei Mammalien als bei Sauropsiden, auf eine Stammverwandtschaft hinweisen, ist schon längst hervorgehoben.

V. Die Keimblase circa 2½ Tag nach Beginn der Furchung.

Nur eine einzige Keimblase im Alter von 60 Stunden stand mir zu Gebote. Dieselbe ist auf Tafel XX in Figur 1—3 und α — ε dargestellt.

Inmitten der Area opaca liegt der biscuitförmige Embryo, an welchem bei durchfallendem Lichte drei Urwirbel, die Chorda und die Primitivrinne sehr deutlich erkennbar waren (Fig. 1). Fig. 2 stellt einen etwas schematisirten Durchschnitt durch die Mitte des Embryos dar; die schwache Einbuchtung in dem Bereiche der Embryonalanlage fand sich auch bei dem frischen Ei. Ektoderm und Entoderm sind, wie die Querschnitte beweisen, durchaus einschichtig, die Zellen des letzteren sämtlich abgeplattet, die des Ektoderms im Gebiete der Stammzone höher, im Uebrigen kubisch oder kurz prismatisch (Fig. ε), mit Ausnahme von drei Stellen, an welchen eine mächtige Wucherung der Ektodermzellen stattgefunden hatte (Fig. 1 δ' , Fig. ε). Dergleichen ektodermale Zellwucherungen fand ich bei allen Keimblasen bis zum Alter von 5 Tagen ohne Ausnahme, und zwar stets ausserhalb des Fruchthofs. Es kann kein Zweifel darüber aufkommen, dass die Ektodermknoten sich auf Kosten der noch übrig gebliebenen Eiweisschicht gebildet haben, aber ich glaube doch nicht fehlzugreifen, wenn ich die Ursache ihrer Entstehung als atavistische Erscheinung auffasse. Bei den Sauropsiden nämlich fällt den Ektodermzellen die Aufgabe zu, den grossen Nahrungsdotter zu unwachsen. Wenn nun die Tendenz einer raschen Zellmehrung einmal vorhanden, so kann sie auch da noch manifest werden, wo sie keinen Werth mehr hat, nämlich im Ei der Mammalien. Die Veranlassung zu einer lebhafteren Zelltheilung ist aber bei den Mammalien in der Anwesenheit der nährenden Eiweisschicht gegeben, und sobald nur erst die Zellvermehrung an einer Stelle in Fluss gekommen ist, so kann sie hier lebhafter vor sich gehen als an anderen Orten.

Die in Fig. 1 abgebildete Keimblase wurde nach erfolgter Einbettung in circa 900 Schnitte zerlegt, welche, unter fortschreitender Drehung des Paraffinblocks, alle nahezu senkrecht auf den Embryo trafen. Von den vielen Schnitten, die ich zeichnete, habe ich nur einige abbilden lassen.

Soweit der Gefässhof reicht, bildet das Mesoderm eine continuirliche Zellenlage, welche nur durch ein mittleres Feld (Chorda nebst angrenzenden Längsfeldern) unterbrochen ist. Diese Verhältnisse sind in Fig. 3 übersichtlich dargestellt, indem zugleich die wechselnde Dicke des Mesoderms durch die Abtönung der Farbe zum Ausdruck gebracht wurde.

Die Primitivrinne ist nur unbedeutend vertieft. Auch später fand ich sie stets nur als seichte Rinne, die endlich im Mesoderm zu verstreichen scheint oder auch vielleicht sich zum hinteren Abschnitte der Chorda umwandelt, um schliesslich von Ektodermzellen, wie ich glaube, überwuchert zu werden; doch habe ich diese Veränderungen nicht näher verfolgen können, weil mir das betreffende Untersuchungsmaterial fehlte, und ich kann meine Vermuthungen nur auf verschiedene Hinweise stützen, die sich mir, wenn auch ohne beweisende Sicherheit, bei der wiederholten Durchsicht meiner Schnittserien aufdrängten. Ich werde deshalb auf diese Frage nicht wieder zurückkommen.

Ebensowenig geben mir meine Präparate über das Verhältniss der Chorda zu den Coelomlappen neue Aufschlüsse. Denn dass beide Primitivorgane noch einige Zeit nach ihrem Hervorwachsen aus der Wandung der Primitivrinne vollständig getrennt bleiben können, wie es thatsächlich hier der Fall, ist nichts Neues. Was aber den peripherischen Endsaum, den „Keimwulst“ des Mesoderms betrifft, so zeigte sich hier nirgends die mindeste Andeutung einer Entstehung von Mesodermzellen *in loco*, noch eine Betheiligung des Ektoderms oder Entoderms; er markirte sich auf den Schnitten niemals als Wulst oder Anschwellung, und erst mit der Anlage des Sinus terminalis erscheint auch die peripherische Grenze des Mesoderms bzw. des Gefässblattes, scharf abgesetzt. Vergl. Tafel XXII, Fig. 15; Tafel XXIII, Fig. 7.

VI. Keimblasen im Alter von 3 Tagen

finden sich auf Taf. XX Fig. 4 und auf Taf. XXI abgebildet. Ueber Gestalt der Embryonalanlage geben die Figuren selbst, sowie die Tafelerklärung Aufschluss und da ich bemerkenswerthe Details nicht zu melden habe, so beschränke ich mich nur auf einige Bemerkungen. Die Entstehung des Gefässsystems ist in einem späteren Abschnitte behandelt.

Die Keimblasen dieses Alters waren alle kugelrund, nur im Bereiche der eigentlichen Embryonalanlage zeigte sich eine sehr unbedeutende Verflachung, in Biscuitform. Ueber die durch beginnende Abhebung der Keimfalten (Taf. XXI Fig. 2) entstandenen Einfaltungen zieht die gespannte Granulosamembran Zr unbetheiligt weg (in Fig. 2, 4—6 ist dieselbe nicht mitgezeichnet). Zwei Keimblasen lagen noch vollständig frei im Uterus, bei sechs anderen aber war die Granulosamembran im Bereiche des Fruchthofs schon mit der Uterinschleimhaut verklebt; die Verbindung war jedoch so locker, dass sich einige Keimblasen schon in Folge der unvermeidlichen Erschütterungen ablösten, welche die Uteruswand beim Auseinanderlegen erlitt.

Das Ektoderm ist durchgehends einschichtig. Soweit dasselbe die Medullarplatten bildet, sind seine Zellen prismatisch oder pyramidisch, im letzteren Falle alterniren die Kerne (Taf. XXI Eig. 2). Im Uebrigen erscheinen die Zellen kubisch oder etwas abgeplattet, an der dem Fruchthofe gegenüberliegenden Seite aber wieder prismatisch (Taf. XX Fig. 5).

Das Entoderm stellt ein einschichtiges geschlossenes Zellenlager dar; grösstentheils sind diese Zellen, sowie ihre Kerne stark abgeplattet, nur auf einzelnen Strecken erheben sie sich, werden dicker und stehen näher beisammen, nämlich unter den beiden Herzanlagen, unter den Keimfalten und hier und da partienweise im Bereiche der Area vasculosa (Fig. 2—4). Unter der Chorda sehe ich in allen meinen zahlreichen Schnitten das Entoderm hinstreichen, allerdings überall fest mit ihr verlöthet und meist nur als dünne Haut sichtbar; doch liegen auch häufig Kerne des Entoderms an dieser Stelle. (In Fig. 3 sind versehensweise die Leiber der Chordazellen mit rothem Tone bedruckt).

Das Mesoderm lässt folgende Differenzirung erkennen.

Die Chorda (Taf. XX Fig. 4, Ch; Taf. XXI Fig. 1) erscheint in ihrer ganzen Länge als einschichtige Zellenplatte, welche sich nach hinten in den vorderen Theil der Primitivrinne allmählig verliert. Ungefähr in der Mitte besteht die Chorda eine Strecke weit aus nur zwei Zellenreihen (Taf. XXI Fig. 4, Ch), nach hinten verbreitert sich dieselbe und ebenso nach vornen, jedoch in der Halsgegend tritt eine Verschmälerung ein, vornen in der Kopfgegend wieder eine Verbreiterung (Taf. XXI Fig. 2). Der Embryo, Taf. XX Fig. 4, ist offenbar etwas (vielleicht nur um eine Stunde) jünger als der auf Taf. XXI abgebildete; in letzterem erscheint die Chorda noch weiter vorgedrungen und etwas breiter. Der vor dem Vorderende der Chorda gelegene helle Fleck ist der optische Ausdruck einer Einziehung des Entoderms, über welcher die Mesodermzellen ganz abgeplattet sind. Einen Canalis neurentericus habe ich nicht gesehen, zweifle jedoch nicht, dass ein solcher zeitweilig auftritt. Vorn im Kopfe, sowie eine kurze Strecke vor der Primitivrinne stehen die seitlichen Mesodermklappen hier und da mit den Chordazellen in Contact; aber sonst sehe ich beide Grundorgane auch hier noch vollständig der Länge nach geschieden.

Die ursprüngliche Entstehungsgeschichte des Gesamtmesoderms spiegelt sich demnach im Ei des Opossum noch treuer und unverfälschter ab als dies bei den Vögeln der Fall ist, wo die Scheidung der Chorda von den zwei seitlichen Mesodermanlagen erst viel später offenbar wird, nämlich erst nachdem die Ausbreitung des Gesamtmesoderms schon viel weiter vorgeschritten ist. Dass aber bei den Amnioten sowohl Chorda wie Coelomklappen nicht in Form hohler Säcke, sondern als solide Stränge entstehen, fand seine Erklärung schon längst in dem Umstande, dass erstens der Fruchthof der Sauropsiden sich ganz ausserordentlich verflacht, und dass zweitens die Primitivrinne selbst kaum noch die Gestalt eines Sackes trägt, sondern als flache Einsenkung erscheint, deren Derivate darum eben auch nicht mehr als Blindsäcke, sondern als solide Zellplatten sich anlegen. Bedeutungsvoll sind immerhin die Hohlräume der Chorda, welche bei den Sauropsiden in späteren Entwicklungsphasen, wenn auch nur vorübergehend, auftreten.

Die Umgestaltungen, welche die Mesodermklappen erlitten, haben mir keinerlei neue Aufschlüsse dargeboten. Grossentheils stellen sie ein unregelmässig-zweischichtiges Zellenlager dar, seitlich im Bereiche der Primitivrinne liegen aber stellenweise vier bis

fünf Zellen übereinander, wie die Quer- und Längsschnitte lehren, während in der Area vasculosa unregelmässig stellenweise zwei, stellenweise nur eine Schichte von Mesodermzellen sich befinden. In der Stamm- und Parietalzone ist aber sehr deutlich erkennbar: a) eine doppelte Zellplatte, welche hier und da schon eine Höhle (Urwirbelhöhle, Coelom) aufweist (Fig. 3—4), und b) darunter liegende vereinzelte Zellen, die dem Gefässblatt angehören, und auf welche wohl auch das Endothelrohr des Herzens zurückzuführen ist (Fig. 3, c, Ed). Sehr hübsche Bilder lieferten die Schnitte, welche quer mitten durch die Primitivrinne geführt waren; von dem Boden derselben strahlen Zellenketten aus, oft 4—5 auf einem Schnitte, und die häufigen Kernfiguren deuten auf's Schärfste ihre Bildungsstätte an (Fig. 6—7).

Ueber dem Niveau des Embryonalschildes erheben sich die Ränder der Kopfanlage, die vordere Keimfalte und, in Fortsetzung derselben, die Seitenränder der Medullarplatten im vorderen Drittel ihrer Gesamtlänge (Fig. 1—4). Dieser Umschlagsrand erscheint vorn und seitlich in der Kopfanlage bei durchfallendem Lichte dunkler als die Umgebung (Fig. 1); seine Höhlung ist von Mesodermzellen erfüllt (Fig. 2, V). Die Gebilde, welche in Fig. 4 der Taf. XX mit y bezeichnet sind, stellen radiär ausstrahlende Zellenketten des Mesoderms dar; sie gehören offenbar zur „Urwirbelplatte des Kopfes“. Auch bei weiter vorgeschrittenen Embryonen ist diese in's Auge fallende Wachstumsrichtung der Mesodermzellen noch zu erkennen (Taf. XXII Fig. 5—7).

Die Herzanlage ist scheinbar doppelt (Taf. XXI Fig. 1). Figur 3 deckt sich fast vollkommen mit der Abbildung, welche KÖLLIKER (No. 3) von einem Kaninchenembryo giebt. Die Herzwand c erscheint als rinnenförmige Einbuchtung des splanchnischen Mittelblatts, in welcher das Endothelrohr Ed liegt.

Ueber die Entstehung der Blutgefässe habe ich keine Beobachtungen machen können, denn bei den Embryonen der nächstfolgenden Entwicklungsstufe war das Blutgefässsystem schon sehr weit ausgebildet. In der Fig. 1 (Taf. XXI) erscheint die Area opaca mit radiär ausstrahlenden dunkleren, unregelmässigen Streifen: dieselben dokumentiren sich in Schnitten als lokale Verdickungen des Mesoderms.

In derselben Figur ist auch schon die erste Andeutung der hinteren Amnionfalte erkennbar; an dieser Stelle war das Mittelblatt deutlich zweischichtig.

VII. Entwicklung der Leibesform, der Ei- und Embryonalhüllen.

In den vorhergehenden Kapiteln wurden die während der ersten drei Tage einander folgenden Entwicklungsstufen einzeln besprochen, für die Folge schlage ich jedoch einen anderen Weg der Darstellung ein, nämlich die Beschreibung nach Organsystemen. Ich entgehe dadurch der Gefahr der sonst unvermeidlichen Wiederholungen und hoffe auch auf diese Weise der Orientirung des Lesers besser zu Hilfe zu kommen. Ausserdem aber habe ich mir hier die Aufgabe gestellt, nur diejenigen Verhältnisse eingehender

zu erörtern, welche irgend welche Aufschlüsse geben über die Phylogenie der Marsupialier im Allgemeinen, und über die Entstehungs- und Bildungsgeschichte solcher Organe, welche bei den Beutelthieren als atavistische Reste, als Uebergangs- oder als Anfangsbildungen erscheinen. Eine detaillirtere Beschreibung aller Organe würde, um befriedigend auszufallen, denn doch ein reichlicheres Material erheischen als mir zu Gebote steht, und würde mich verhindern, demnächst einige andere Themata in Angriff zu nehmen, welche ich schon zu Faden geschlagen habe und welchen ich meine Kräfte mit besserem Erfolge glaube zuwenden zu können.

A. Die Granulosa.

In den ersten 4—5 Tagen (nach Beginn der Furchung) wird die Keimblase ringsum begrenzt durch eine homogene Membran, in welcher durch Tinctionsmittel zahlreiche Kernreste nachweisbar sind (Taf. XVII Fig. 12). Ungefurchte Eier aus der oberen Hälfte des Oviductes besitzen als äussere Hülle die Granulosazellen (Taf. XVII Fig. 1). Ich schliesse aus diesen Befunden, dass, während die Eier den Eileiter passiren (was vielleicht einen Zeitraum von 2—3 Tagen beanspruchen mag), die Granulosazellen sich allmählig in eine Membran verwandeln, welche ich Granulosamembran nenne.

Mit der Vergrösserung der Keimblase verdünnt sich auch die Granulosamembran. Gegen Ende des dritten oder im Anfange des vierten Tages, wo sie nur noch als dünne Hülle erscheint und der Wand der Keimblase fest anhaftet, verklebt dieselbe im Bereiche des Gefässhofs locker mit der Uterinschleimhaut. Oeffnet man zu dieser Zeit einen Uterus, so zeigt sich derselbe mit wasserheller Lymphe prall gefüllt, während die Keimblasen, hier und da, lose an der Wand ankleben. Die Thatsache, dass die Anhaftung ausschliesslich und immer im Bezirke der Area vasculosa geschieht, vermag ich mir nur durch die Annahme zu erklären, dass die Granulosamembran an dieser Stelle erweicht und klebrig geworden ist.

Im Verlaufe des fünften Tages wird die Resorption dieser Membran eingeleitet und 5 Mal 24 Stunden nach Beginn der Furchung liegt an der dem Gefässhofe abgewandten Hälfte der Keimblase schon das Ektoderm frei zu Tage. Der freie zugehörte, lappige Rand der Granulosamembran reicht noch etwas über den Fruchthof hinaus (Taf. XXIII Fig. 1). Nachdem dann gegen Ende des sechsten Tages die Wand der Keimblase begonnen hat runzelig zu werden und mit ihren Falten in die Krypten der Uterusschleimhaut einzudringen, schwindet auch der letzte Rest der Granulosamembran.

Die Function der Granulosa wäre demnach folgende. So lange das Eileiter-Ei noch nicht befruchtet ist, liegen die Granulosazellen als schützende Decke locker auf dem Eiweissmantel und gestatten den Spermatozoen den Durchtritt; sobald diese aber in das Ei eingedrungen sind, verflacht sich die Granulosa zu einer festen Membran. Bald darauf lockert sich der den Gefässhof überdeckende Theil und dient dem Ei als

Haftfläche. Nachdem auf diese Weise die innige Berührung des Gefässhofs mit der Uteruswand hergestellt ist, schwindet die Granulosamembran an der freien Fläche der Keimblasen und nun wachsen alle Keimblasen mit ihren gegenseitigen Berührungsstellen zusammen, halten sich dadurch gegenseitig fest und sichern damit auch für die Zukunft die günstigsten Ernährungsbedingungen der Frucht, da der Gefässhof jeder Keimblase mit der Uterusschleimhaut in Contact geblieben ist. Dann erst wird auch der Rest der Granulosamembran resorbiert, — sicherlich zum Vortheile der Frucht; denn ihre Anwesenheit würde von nun an dem Uebertritt der Nährflüssigkeit des Uterus in die Keimblase eine Schranke entgegenstellen.

B. Der Eiweissmantel

ist im Eierstocksei noch nicht vorhanden, wie ich aus Schnittserien durch mehrere Ovarien schliesse. Während das Ei im Oviduct hinabsteigt, lagert sich das Eiweiss allmählig in concentrischen Schichten unter der Granulosa ab und erreicht endlich eine bedeutende Dicke (Taf. XVII Fig. 1 und 3), — ähnlich wie dies bei einigen anderen Säugethieren beobachtet ist. Nach Beginn der Gastrulation wird dann der Eiweissmantel resorbiert und zwar schreitet die Auflösung in der Nähe des vegetativen Poles der Gastrula rascher vorwärts als an der gegenüberliegenden Seite. Ungefähr einen halben Tag nach Beginn der Furchung fängt die Keimblase und damit zugleich der Eiweissmantel an, sich auszudehnen, das Eiweiss schwindet mehr und mehr, so dass am dritten Tage, oder zuweilen etwas später, über dem Fruchthofe selten noch Spuren davon aufzufinden sind (Taf. XIX Fig. 2 und 6), während ausserhalb desselben die Verflüssigung und Assimilation bis in den fünften Tag hinein währt.

Ich vermag zwar nicht zu unterscheiden, ob der Eiweissmantel des Säugethiereies das gleiche Gebilde wie bei den Sauropsideneiern sei, aber ich glaube, dass die Parallele richtig ist. Die Granulosamembran des Opossum wäre dann der Dotterhaut der Vögel und Reptilien homolog, während bei den meisten Placentalien eine solche Dotterhaut entweder nur bei dem jungen Eileiter-Ei in der Gestalt der Granulosa erhalten bleibt, dann aber abfällt, oder aber — was ich wegen Mangels an eigener Erfahrung nur vermuthungsweise aussprechen kann — in manchen Fällen, wie z. B. beim Kaninchen als sog. „RAUBER'sche Zellen“ erscheint.

Die letzten Reste der Eiweisssschicht finden sich bisweilen noch an Chorion getragener Embryonen, in der Regel aber fallen sie 2—3 Tage früher der Resorption anheim, indem sie zugleich mit der Verschmelzung der Chorion und der damit verbundenen erneuten Thätigkeit der Ektodermzellen schwinden. Unter 27 Keimblasen von 5 Tagen lag in mehr als 20 Fällen je ein knopf- oder warzenartiger Vorsprung des Ektoderms an der gegenüberliegenden inneren Seite der Keimblasenwand, von ungefähr gleicher Beschaffenheit, wie dies Fig. 8 Taf. XX zeigt; in 3 Fällen waren mehrere solcher Wucherungen vorhanden, in einigen fehlten sie ganz.

C. Das Amnion.

Bevor ich auf die eigenthümliche Beschaffenheit und Function des Amnion näher eingehe, will ich einer Entdeckung gedenken, welche VAN BENEDEN und JULIN (No. 6) beim Kaninchen und der Fledermaus machten. Nach der durch instructive Abbildungen erläuterten Beschreibung dieser Forscher ist der ganze Vordertheil des Kaninchenembryo anfangs von einem „Proamnion“ umhüllt, welches nur aus Ektoderm und Entoderm besteht. Dieses Proamnion schwindet aber in dem Maasse als das eigentliche, aus Ektoderm und Mesoderm zusammengesetzte hintere „Amnion“ sich vergrössert, und der Embryo zieht sich schliesslich ganz in das letztere zurück. Nicht nur beim Kaninchen, sondern auch bei allen (?) Nagern mit invertirten Keimblättern, ferner beim Hunde, bei der Eidechse und beim Hühnchen entstehe ein solches Proamnion und sei vermuthlich das Attribut aller Amnioten.

Nach dieser Darstellung soll also das Proamnion ein transitorisches Organ sein, welches allmählich durch das eigentliche Amnion vollständig verdrängt wird. Sicherlich trifft das in den meisten Fällen zu, aber ich kann hier drei Beispiele anführen, in denen 1) das Proamnion überhaupt nicht auftritt, 2) anfänglich weder die hintere noch die vordere Amnionfalte Mesoderm oder Entoderm enthalten, 3) das Proamnion als dauerndes, hingegen das eigentliche Amnion als transitorisches Gebilde erscheint.

1) Bei der Maus und Ratte (Heft I und III dieser „Studien“) besteht die vordere Amnionfalte schon im Anbeginn ihres Auftretens aus Ekto- und Mesoderm, grade ebenso wie die hintere; niemals betheiligt sich das Entoderm an diesen Faltenbildungen.

2) Beim Meerschweinchen wird vorderes und hinteres Amnion anfangs ganz allein vom Ektoderm gebildet und erst später erhält sowohl das wahre wie das falsche Amnion einen Beleg von Mesodermzellen; das Entoderm bleibt unbetheiligt (Heft III Fig. 69—75).

3) Beim Opossum umhüllt das aus Ekto- und Entoderm bestehende Kopfamnion (wie ich das von VAN BENEDEN und JULIN als „Proamnion“ bezeichnete Gebilde nennen will) vier Tage nach Beginn der Furchung ungefähr das vordere Drittel des Embryonalkörpers, während das Rumpfamnion, welches aus Ekto- und Mesoderm zusammengesetzt ist, dessen hintere zwei Drittel umfasst. Am Ende des fünften Tages sind beide Falten fast gleich gross und am Ende des sechsten Tages ist der ganze Embryo ausschliesslich vom Kopfamnion (Ekto- und Entoderm) umkleidet, während das Rumpfamnion sich hinter den Schwanz zurückgezogen hat (Tafel XXV—XXVI). Das Kopfamnion spielt also hier die Rolle eines Dauerorgans, hingegen ist das Rumpfamnion das transitorische Gebilde geworden.

In allen diesen Fällen und auch bei den übrigen Amnioten erscheint nur das Ektoderm als der einzige constante Factor für die Bildung des Amnion. Zur Festigung dieser ektodermalen Amnionfalten werden dann die anderen beiden Keimblätter zugezogen, vorne meistens das Entoderm, da das Mesoderm hier noch fehlt, hinten die Somatopleure.

Aber von dieser Regel giebt es Ausnahmen; denn wenn zur Zeit wo die vordere Amnionfalte sich erhebt, in diesem Bereiche schon Mesodermgewebe vorhanden ist, dann übernimmt dieses die Versteifung der Falte und das Entoderm bleibt von der Amnionbildung vollständig ausgeschlossen (Ratte und Maus): fehlt dagegen das Mesoderm noch vollständig zur Zeit der Amnionanlage, so können beide Amnionfalten aus nur einer ektodermalen Lamelle bestehen (Meerschweinchen). Ausnahmslos aber wird die ektodermale Amnionfalte durch ein zweites Blatt, sei es früher oder später, verstärkt, jedoch hängt es sicherlich von Nebenumständen ab, ob z. B. das Kopfamnion dauernd aus Ekto- und Entoderm bestehen bleibt (Opossum), oder ob zwischen beide Lamellen die Somatopleura des Rumpfamnion als sackartige Erweiterung sich einschiebt und so Ekto- und Entoderm auseinander drängt. Wollte man die Amnionfalten, je nach der verschiedenartigen Betheiligung der Keimblätter an ihrem Aufbau, mit besonderen Namen belegen, so wäre hiermit, wie mir scheint, wenig gewonnen, zumal die Sache nicht von so grosser Wichtigkeit ist. Das Wesen dieses Processes liegt gewiss nur darin, den Embryo mit einer Hülle zu umgeben, und da die Entstehungsgeschichte dieser Embryonalhülle auf ganz plausible Weise durch das Einsinken des specifisch schwereren Embryo in den Dotter erklärt werden kann, in Folge dessen die zu Flächen ausgebreiteten Keimblätter den Embryo überwallten und endlich vollständig einhüllten, da ferner die Amnionhöhle doch immer vom Ektoderm ausgekleidet wird und stets nur eine einzige Amnionhöhle vorhanden ist, so kann ich die verschiedenen Amnionfalten trotz ihrer differenten Structur doch nur für ein einheitliches Organ ansprechen. Grade aus der Variabilität der Structur darf auf ihre genetische Zusammengehörigkeit gefolgert werden; die Bezeichnung „Proamnion“ erscheint mir deshalb nicht passend, und ich halte es für richtiger, die Amnionfalten mit solchen Namen zu belegen, welche nicht sowohl ihre wechselnde Beschaffenheit oder die variable Zeitfolge ihrer Entstehung, sondern vielmehr ihre ursprüngliche Lagebeziehung zum Ausdruck bringen.

Noch eine Bemerkung habe ich hier beizufügen. VAN BENEDEN und JULIN betrachten den Act der Blätterumkehrung bei Nagethieren — wenn ich ihre Meinung richtig verstehe — so zu sagen als eine vorzeitige Amnionbildung. So gerne ich mich ihrer Deutung anschliesse, dass der von mir als „Träger“ bezeichnete Abschnitt des Ektoderms identisch sei mit dem „epiblastischen Hufeisen“ des Kaninchenembryos, welches allmählich mit dem Uterinepithel verschmilzt, so leuchtet mir doch nicht ein, wie die Amnionbildung mit der Inversion der Keimblätter in Beziehung gebracht werden könne? Vielmehr geschieht die Amnionbildung bei Ratte und Maus nachdem die Blätterumkehrung vollendet ist; danach erst bilden sich die Amnionfalten in ganz typischer Weise, und der ganze Unterschied zwischen der Bildung einer amniotischen Höhle bei den Nagern mit invertirten Keimblättern einerseits, und den übrigen Amnioten anderseits läuft schliesslich darauf hinaus, dass sich das Ektoderm bei jenen während der Gastrulation (wo die Distanzen noch klein sind und Verschiebungen leicht von Statten gehen) über dem Ort

der Blätterinversion zusammenschnürt und dadurch eine Höhle formirt, innerhalb welcher die Amnionfalten sich erheben — während bei den übrigen Amnioten eine solche „Ueberamnionhöhle“ oder „falsche Amnionhöhle“ nicht vorgebildet wird. Aber diese Abschnürung einer vor-amniotischen Höhle steht doch in keinem inneren Connex mit der Entstehung der Amnionfalten selbst, wie die Embryologie der Ratten und Mäuse genugsam beweist, während beim Meerschweinchen diese Verhältnisse allerdings etwas schwieriger zu verstehen sind, aber meines Erachtens nur in der angegebenen Weise ungezwungen erklärt werden können. Wollte man die Entstehung des Trägers als Amnionbildung deuten, so müsste das eigentliche Amnion als Neubildung betrachtet werden, eine Anschauung, welche der ernstlichen Widerlegung garnicht bedarf.

Nach dieser einleitenden Bemerkung will ich nunmehr die Gestalt und Function des Amnion beim Opossum ausführlicher besprechen.

Die erste Anlage desselben ist mir unbekannt geblieben. Drei Tage nach Beginn der Furchung ist nur die hintere Amnionfalte schwach angedeutet, und 24 Stunden später ist der Embryo nahezu ganz vom Amnion eingehüllt; Zwischenstadien konnte ich nicht bekommen, kann daher auch nicht entscheiden, an welcher Stelle das Kopfamnion sich anlegt.

Ich beginne daher mit der Schilderung des Amnion fünf Tage nach Beginn der Furchung.

Auf Tafel XXIV ist diese Configuration des Kopf- und Rumpfamnion dargestellt; der Amnionnabel ist noch offen und von der Granulosamembran überdacht (Fig. 1, Zr). Das Kopfamnion (Ekto- und Entoderm) umhüllt Kopf- und Halsgegend, das Rumpfamnion (Ekto- und Mesoderm) den Hinterkörper des Embryo; beide stossen unmittelbar an den Venae omphalo-mesentericae zusammen und verlöthen sich hier dauernd. Die Grenzlamelle zwischen Kopf- und Rumpfamnion ist jetzt sowohl wie bis zur Geburt immer im Niveau der Dotternabelvenen zu suchen! Vergl. Tafel XXVI Fig. 3 die schmale Lamelle zwischen den beiden Venen Vom. Auf den Abbildungen der Tafel XXIV ist diese Grenzlamelle noch vielfach gebuchtet; denn während das Rumpfamnion sich rasch nach vorne ausbreitet und den Rand des Amnionnabels fast allein bildet, so senkt sich der Hinterrand des Kopfamnion in Gestalt einer Niesche oder Tasche mitten zwischen das Rumpfamnion ein, um mit einer schmalen Stelle noch den Rand des Amnionnabels zu erreichen. Zur Veranschaulichung dieser etwas complicirten Gestaltungen habe ich auf Tafel XXIV zwei perspectivische Figuren beigefügt: in Figur 3 ist das gesammte Entoderm mit blauem, in Figur 4 das Rumpfamnion nebst Gefäßshof mit rothem Farbentone bezeichnet. Man denke sich beide Figuren in einander gefügt, um eine richtige Vorstellung von der Ausbreitung des Kopf- und Rumpfamnions zu erhalten. Die durch einen Pfeil bezeichnete Niesche des Kopfamnion der Figur 3 fügt sich zwischen die hohlen Vorbuchtungen iii der Figur 4 ein; der Amnionnabel amn erscheint zum

Tafel XVII.

Sämmtliche Figuren sind mit der Camera lucida gezeichnet, die Figuren 1—3, 8, 10—11 nach Balsampräparaten, Figur 4—6 nach frischen Eiern; reconstruirt aus Schnittserien ist Figur 7 und 9; die Aussencontouren der Figuren 7, 9 und 11 wurden mit den nach den frischen Eiern gezeichneten Umrisslinien verglichen und nach letzteren corrigirt. — Die Kerne sind durch violetten Ton hervorgehoben.

<i>a</i> animaler Pol der Gastrula	<i>K</i> Kerne der Granulosazellen
<i>b</i> Gerinnsel (ohne Dotterkörnchen)	<i>P</i> innere Fläche des Eiweissmantels, in Fig. 1—3 vielleicht noch als Zona pellucida zu deuten
<i>Bl</i> Gastrulamund	<i>ρ</i> Richtungskörper
<i>ei</i> Eiweissmantel	<i>S</i> Spermatozoen
<i>en</i> Entodermzellen	<i>Z</i> Granulosamembran (zur Membran reducirte Granulosa-Zellen).
<i>i</i> Dotterballen (kernlos)	

Fig. 1. Unbefruchtetes Ei aus dem Ovidukte.

Die Granulosazellen haben sich an einer Stelle etwas abgehoben. Der Eiweissmantel hat seine definitive Grösse noch nicht erreicht.

Fig. 2. Eizelle aus dem erweiterten unteren Theile des Eileiters.

Eiweissmantel und Granulosamembran ist in der Zeichnung weggelassen.

Die folgenden Eier sind dem Uterus entnommen:

Fig. 3. Ei aus dem Uterus. Zwei Blastomeren von gleicher Grösse.

Die Zellenleiber waren etwas geschrumpft und gedrückt.

Fig. 4. Viertheilung. Nach dem frischen Ei gezeichnet.

Fig. 5. Dasselbe bei stärkerer Vergrösserung. Eiweissmantel weggelassen.

Fig. 6. Acht Zellen, zu zwei Kreisen geordnet.

Nach dem frischen Ei entworfen. Eiweissmantel hier, sowie in den folgenden Figuren weggelassen.

Fig. 7. Zweiundvierzig Zellen.

(Reconstructionsbild, Umriss nach dem frischen Ei). Durch den offenen Blastoporus der Gastrula schaut man in die Furchungshöhle, in welcher eine einzige Entodermzelle liegt.

Fig. 8. Dieselbe Gastrula im Längsschnitt.

Fig. 9. Achtundsechzig Zellen.

(Reconstructionsbild, Umriss nach dem frischen Ei). Gastrula von der Seite gesehen.

Fig. 10. Dieselbe Gastrula im Längsschnitt.

Fig. 11. Aeltere Gastrula im Längsschnitt.

Die Kerne der Entodermzellen sind dunkler gehalten. — *f* Furchungshöhle.

Fig. 12. Ein Stück der Granulosamembran.

A in der Aufsicht, *B* im Durchschnitt. — *K* Kern, *K'* Kern mit undeutlicher Abgrenzung.

Fig. 1.



Fig. 12.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

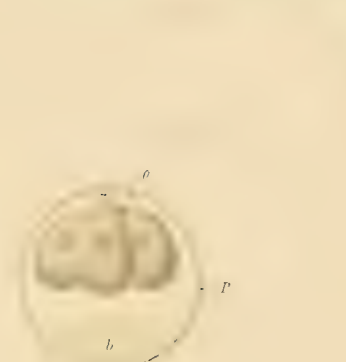


Fig. 6.



Fig. 8.



Fig. 5.



Fig. 10.

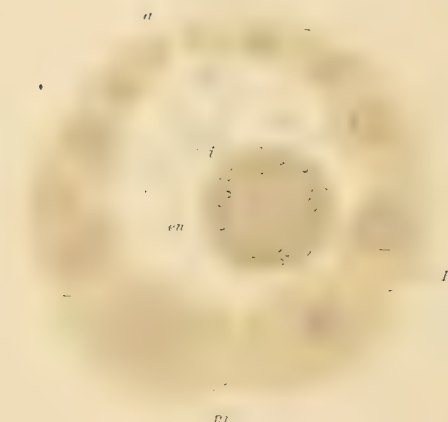


Fig. 7.



Fig. 11.

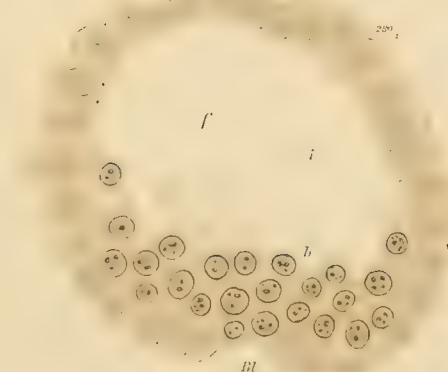


Fig. 9.



Tafel XVIII.

<i>b</i> Gerinsel.	<i>h</i> Perivitellinraum.
<i>Bl</i> Blastoporus.	<i>mes</i> Mesoderm.
<i>ei</i> Eiweisschicht.	<i>pr</i> Primitivrinne.
<i>en</i> Entoderm.	<i>z</i> Granulosamembran.
<i>ex</i> Ectoderm.	

Fig. 1. Eiförmige Gastrula, nach dem frischen Ei gezeichnet.

Fig. 2. Längsschnitt durch dieselbe; Balsampräparat.
Die Kerne des Entoderms sind durch dunkleren Farbenton hervorgehoben.

Fig. 3. Gastrula, 10 Stunden nach Beginn der Furchung.
Der Schnitt geht durch die Längsaxe des zukünftigen Embryos (vergl. pag. 112 oben). Die Kerne des Entoderms violett.

Fig. 4. Region des Blastoporus im Längsschnitt, von einer gleichaltrigen Gastrula.
Entodermzellen violett.

NB. Dem Alter nach folgen hier die auf Tafel XIX abgebildeten Keimblasen.

Fig. 5—11 Keimblasen im Alter von 48 Stunden (nach Beginn der Furchung).

Fig. 5—7. Drei Keimblasen mit birnförmigem Fruchthof.
Primitivstreif und Coelomlappen (Sichelhörner) sind durch violetten Ton markirt. Nach vorne strahlen die letzteren in Zellenketten aus, während sie im hinteren Abschnitte ein einschichtiges geschlossenes Lager bilden, wie aus den Schnitten Fig. 8—11 hervorgeht.

Fig. 8. Querschnitt durch die Keimblase Fig. 6; die Schnittebene fällt in den hinteren Theil des Fruchthofs.

Fig. 9—10. Aehnliche Schnitte bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 11. Querschnitt durch die vordere, in Zellenketten und Zellennetze ausstrahlende Partie der Coelomlappen.

Alle Figuren sind sorgfältig mittels der Camera lucida gezeichnet. Die Keimblasen Fig. 5—7 wurden nach frischen Objecten entworfen, nach der Färbung und Aufhellung abermals untersucht und endlich die Ausbreitung des Mesoderms nach den Schnittserien genauer ermittelt.

Fig. 1

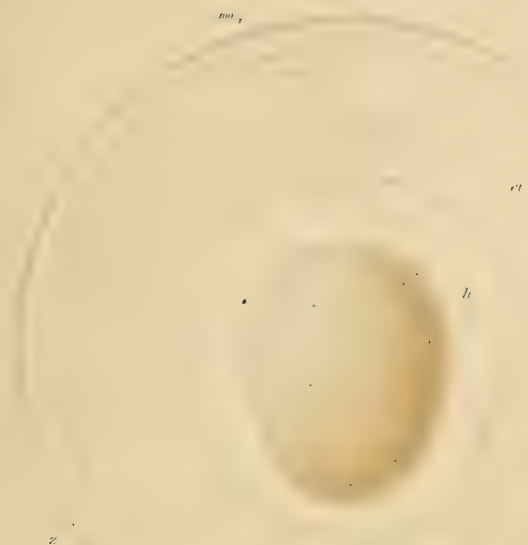


Fig. 3



Fig. 4

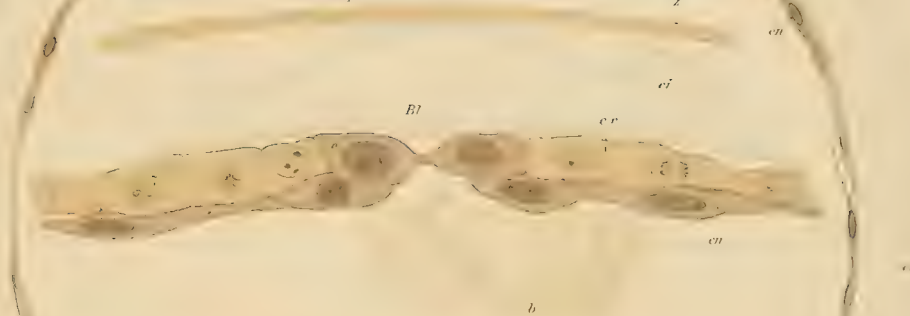


Fig. 5

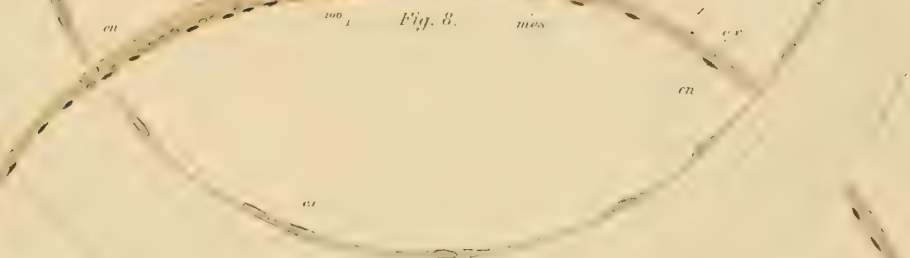


Fig. 6

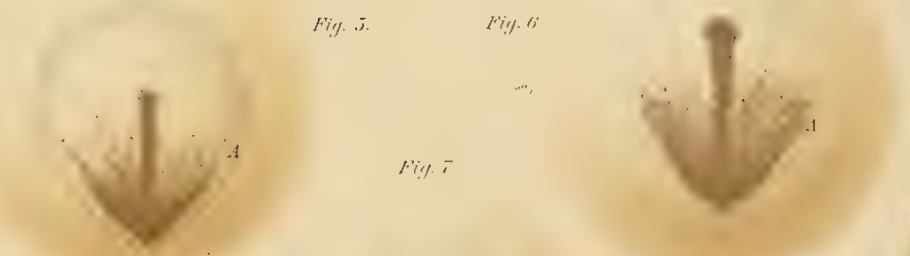


Fig. 7



Fig. 8

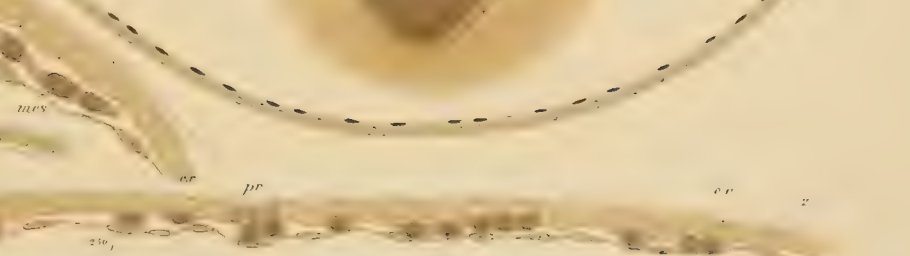


Fig. 9



Fig. 10



Fig. 11



Fig. 12

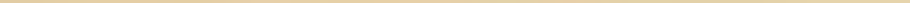


Fig. 13

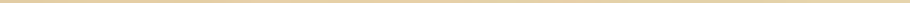


Fig. 14

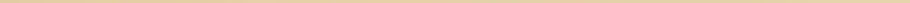


Fig. 15

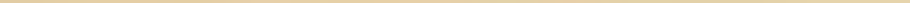


Fig. 16

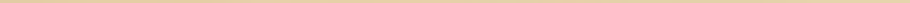


Fig. 17

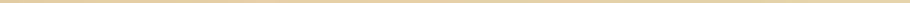


Fig. 18

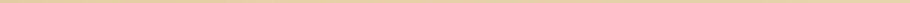


Fig. 19

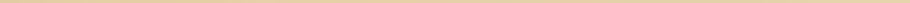


Fig. 20

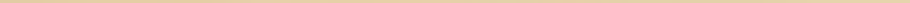


Fig. 21

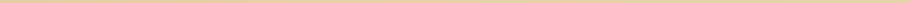


Fig. 22

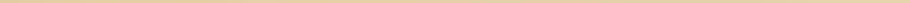


Fig. 23

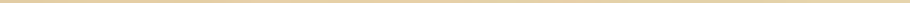


Fig. 24

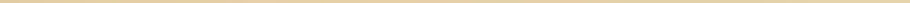


Fig. 25

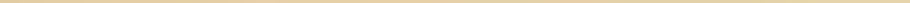


Fig. 26

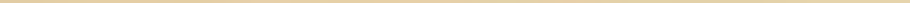


Fig. 27

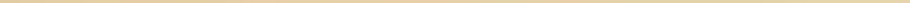


Fig. 28

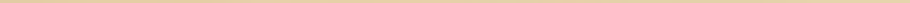


Fig. 29

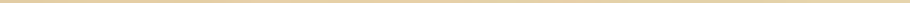


Fig. 30

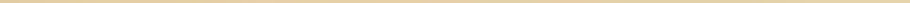


Fig. 31

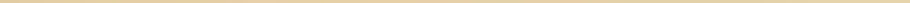


Fig. 32

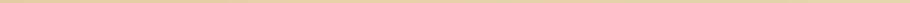


Fig. 33

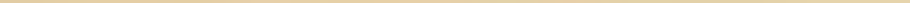


Fig. 34

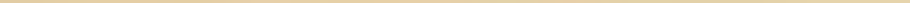


Fig. 35

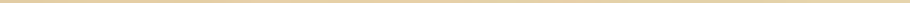


Fig. 36

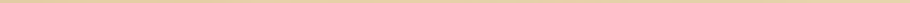


Fig. 37

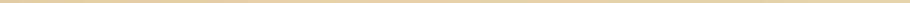


Fig. 38

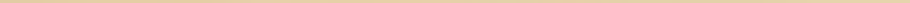


Fig. 39

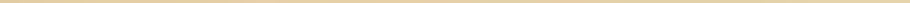


Fig. 40

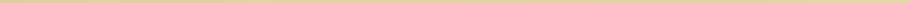


Fig. 41

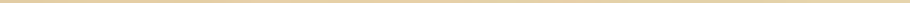


Fig. 42

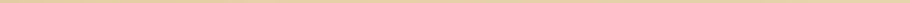


Fig. 43

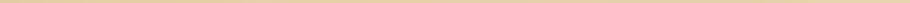


Fig. 44

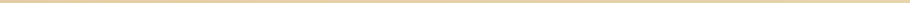


Fig. 45

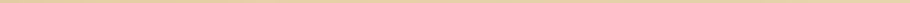


Fig. 46

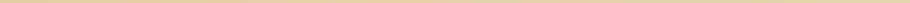


Fig. 47

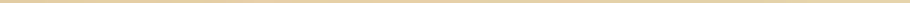


Fig. 48

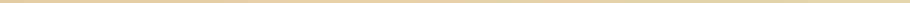


Fig. 49

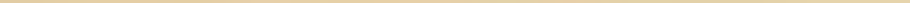


Fig. 50

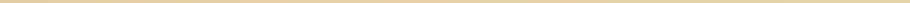


Fig. 51

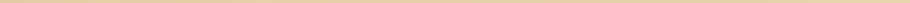


Fig. 52

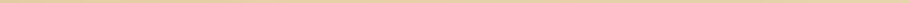


Fig. 53

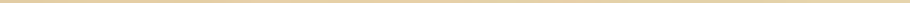


Fig. 54

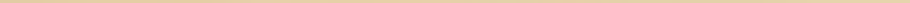


Fig. 55

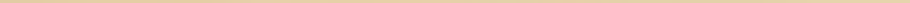


Fig. 56

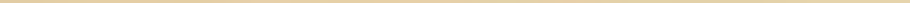


Fig. 57

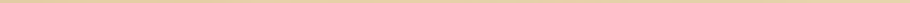


Fig. 58

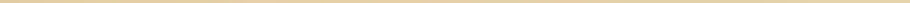


Fig. 59

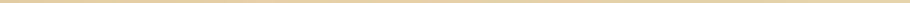


Fig. 60

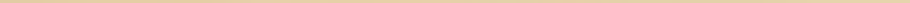


Fig. 61

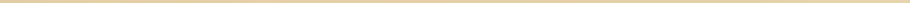


Fig. 62

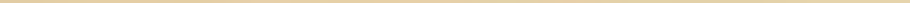


Fig. 63

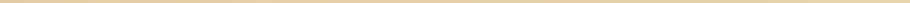


Fig. 64

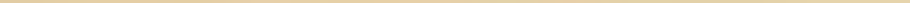


Fig. 65

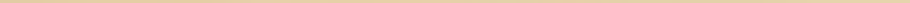


Fig. 66

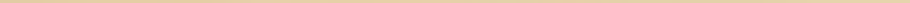


Fig. 67

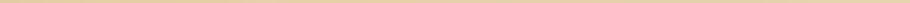


Fig. 68

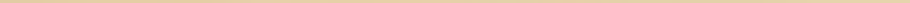


Fig. 69

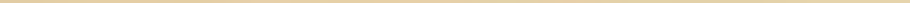


Fig. 70

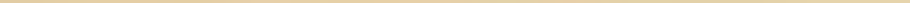


Fig. 71

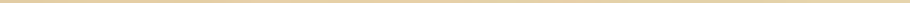


Fig. 72

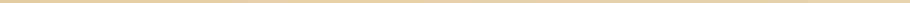


Fig. 73

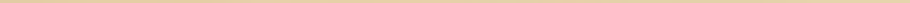


Fig. 74

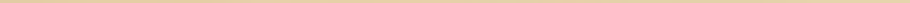


Fig. 75

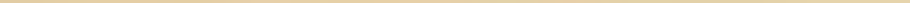


Fig. 76

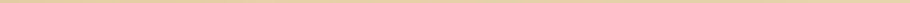


Fig. 77

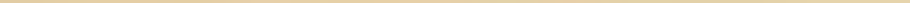


Fig. 78

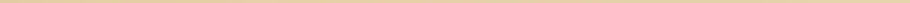


Fig. 79

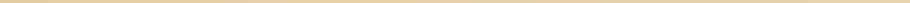


Fig. 80

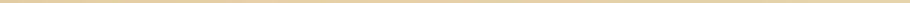


Fig. 81

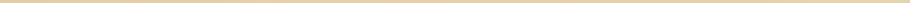


Fig. 82

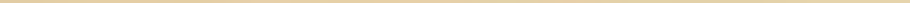
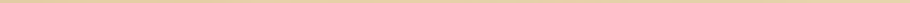


Fig. 83



Tafel XIX.

Alle Figuren wurden mit der Camera lucida entworfen. Die Kerne des Entoderms sind durch rothen Farbenton hervorgehoben.

<i>ei</i> Eiweisschicht.	<i>K</i> Keimscheibe.
<i>en</i> Entoderm.	<i>Z</i> Granulosamembran.
<i>ex</i> Ectoderm.	

Fig. 1. Kugelrunde Keimblase, 24 Stunden nach Beginn der Eifurchung.

Die Keimscheibe ist dem Beschauer zugewendet und markirt sich als nahezu kreisrunde Partie durch die dichter stehenden Kerne der Ektodermzellen. Der Ort des Blastoporus war nicht mehr aufzufinden. In der Handzeichnung war Eiweisschicht und Granulosamembran angegeben, ist aber in der Lithographie vergessen worden.

Fig. 2. Vertikaler Durchschnitt durch eine gleichaltrige Keimblase.

Die Ektodermzellen sind an der aplastischen Seite der Keimblase verdickt, im Bereiche des Fruchthofs cylindrisch. Der Eiweissmantel überdeckt das Ektoderm noch vollständig.

Fig. 3. Ein Schnitt durch die Mitte der Keimscheibe einer gleichaltrigen Gastrula bei starker Vergrößerung.

Fig. 4. Ein Theil einer gleichaltrigen Keimscheibe von der Fläche.

Fig. 5. Freie Keimblase, 32 Stunden nach Beginn der Furchung.

Die Anordnung der Kerne ist in der Lithographie ein Wenig schematisirt; zwar bemerkt man im Präparate vielfach eine Reihenstellung der Kerne, jedoch nicht auf so lange Strecken hin, wie dies in der Lithographie der Fall ist. Im Bereiche der Keimscheibe stehen die Ektodermzellen dichter.

Fig. 6. Vertikaler Durchschnitt durch eine nahezu gleichaltrige Keimblase.

Der Eiweissmantel ist über dem Fruchthofe und dessen Umgebung vollständig resorbirt. Das Entoderm hatte sich in Folge der Härtung und Färbung vom Ektoderm ein wenig zurückgezogen; ebenso in der Nähe des Buchstab *Z* die Keimblasenwand von der Granulosamembran *Z* zufällig abgehoben.

Figuren 7—10 Spermatozoen, nach frischen Objecten mittelst der homogenen Immersion gezeichnet.

Fig. 7. Spermatozoon, in rapider Vorwärtsbewegung begriffen.

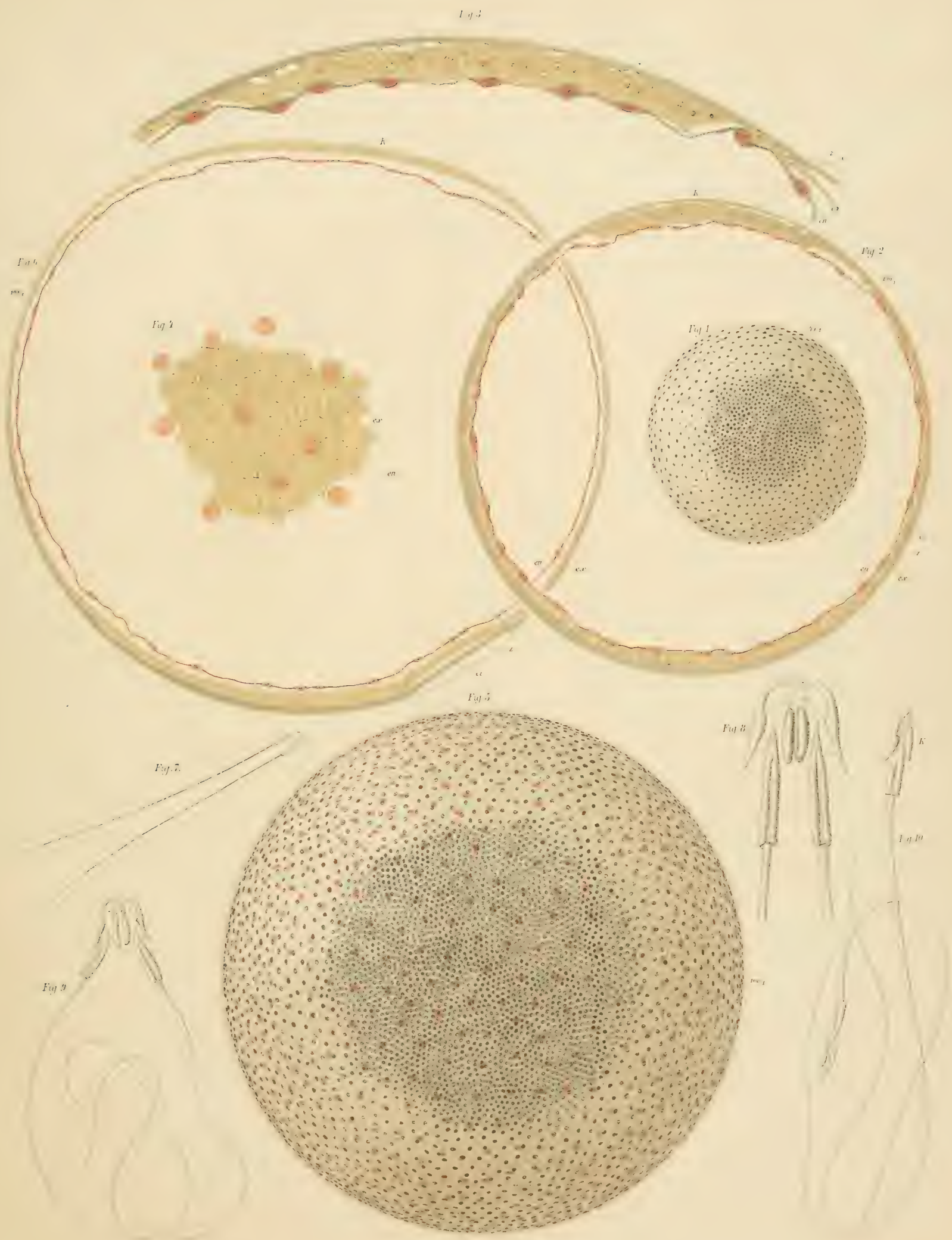
Die punktirten Längslinien markiren die Vibrationsfläche. $1000/1$.

Fig. 8. Kopf einer solchen Zwillingszelle bei 3500facher Vergrößerung.

Schwanzwurzeln und Schwanzfäden lassen deutliche Querstreifung erkennen.

Fig. 9. Eine Spermatozoen-Zwillingszelle, in langsamer Bewegung begriffen. $2000/1$.

Fig. 10. Einzelzellen, durch Zerreißung der Zwillingszellen entstanden; diese Spermatozoen führen stossende Bewegungen aus.



Tafel XX.

<i>Ap</i> Area pellucida.	<i>med</i> Medullarplatten.
<i>C</i> Coelom.	<i>mes</i> Mesoderm.
<i>c</i> Herzanlagen.	<i>pr</i> Primitivrinne.
<i>Ch</i> Chorda dorsalis.	<i>Uw</i> Urwirbel.
<i>δ</i> Anhäufungen von Eiweiss.	<i>x</i> Vorderes Ende der Chorda.
<i>D</i> Eiweiss.	<i>y</i> Mesodermzellenketten, in die seitlichen Ver- breiterungen des Hinterkopfes ausstrahlend.
<i>en</i> Entoderm.	<i>Z</i> Granulosamembran.
<i>ex</i> Ektoderm.	→ Medianlinie des Embryos.
<i>h</i> Spaltraum.	
<i>i</i> Mesodermzellenstrang der Parietalzone.	

Fig. 1 Kugelrundes Ei, bei durchfallendem Lichte gesehen, 4 Millimeter gross. 60 Stunden nach Beginn der Furchung. Die Pfeile $\alpha-\delta$ bezeichnen die Richtung der Schnitte Figur $\alpha-\delta$.

Fig. 2. Senkrechter Querschnitt durch die Keimblase, schematisch. Die Einziehung war auch am *frischen* Ei vorhanden.

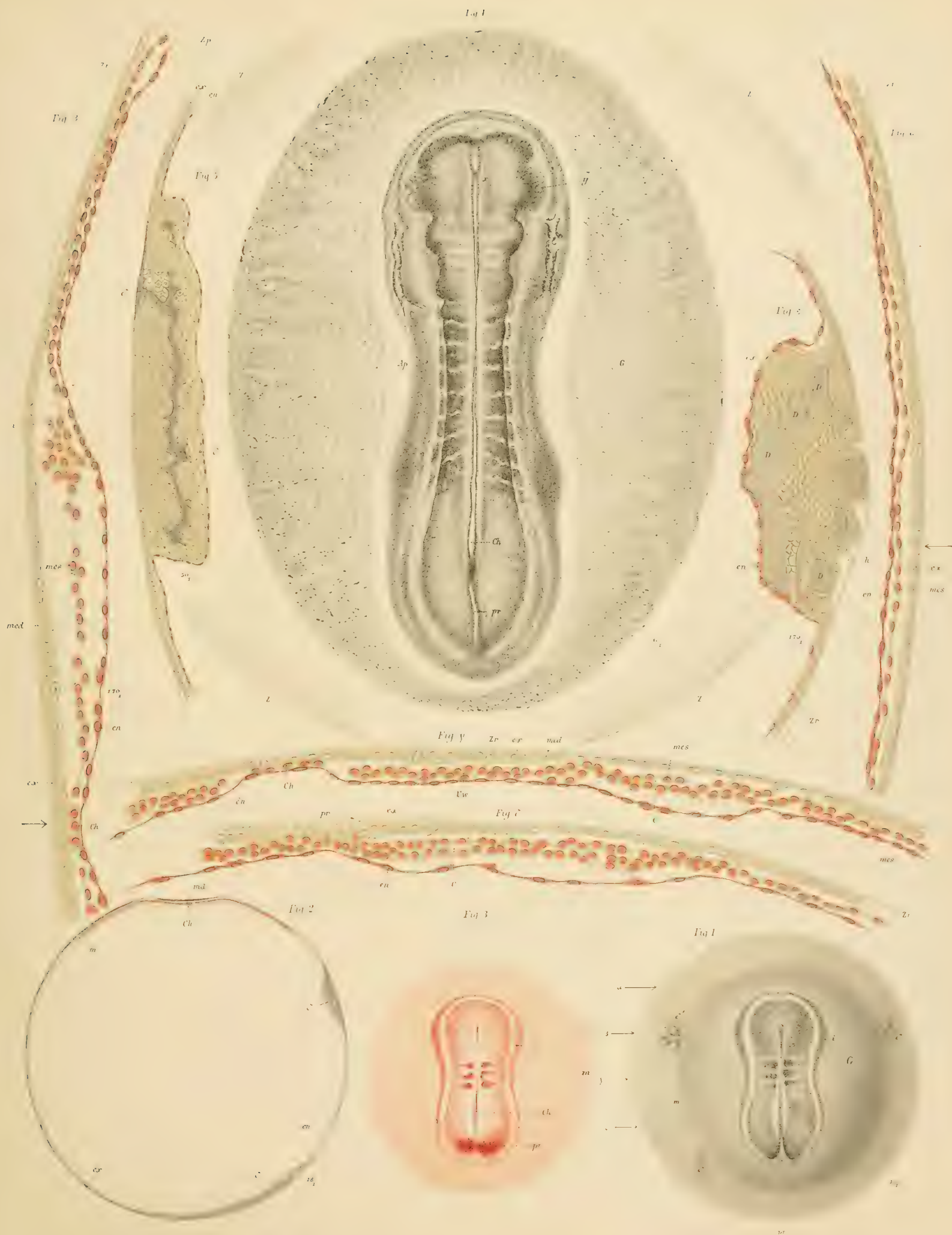
Fig. 3. Das gesammte Mesoderm derselben Keimblase, in gleicher Ansicht wie Fig. 1. Links und rechts neben der Chorda bemerkt man zwei Streifen, in welchen die Mesodermzellen fehlen. Reconstructionsbild.

Fig. $\alpha-\delta$. Querschnitte der Keimblase Fig. 1.

Fig. ϵ . Eine der Ektodermwucherungen; die Kerne der Ektodermzellen sind weggelassen.

Fig. 4. Keimblase 72 Stunden nach Beginn der Furchung. *Z* Umriss der Keimblase (Granulosamembran).

Fig. 5. Die einzige Ektodermwucherung derselben Keimblase; dieselbe befand sich in der dem Embryo gegenüber liegenden Wand.



Tafel XXI.

Die Granulosamembran ist in den Figuren 2, 4—6 weggelassen.

<i>C</i> Coelom.	<i>pr</i> Primitivrinne.
<i>Ch</i> Chorda dorsalis.	<i>rf</i> Rückenfurche.
<i>Ed</i> Endothelrohr des Herzens.	<i>sm</i> somatisches Mittelblatt.
<i>en</i> Entoderm.	<i>splm</i> splanchnisches Mittelblatt.
<i>ex</i> Ektoderm.	<i>Uw</i> Urwirbel.
<i>gf</i> Gefässblatt.	<i>Uwh</i> Urwirbelhöhle.
<i>md</i> Aussenrand der Medullarplatten.	<i>V</i> Kopfscheide.
<i>o</i> Raum unter der Kopfscheide.	<i>Z, Zr</i> Granulosamembran.

Fig. 1. Keimblase von circa 73 Stunden. Der kreisrunde Umriss derselben ist in *aa* angedeutet. Die Pfeile bezeichnen die Schnittrichtungen der Figuren 2—7.

Fig. 2. Schnitt 42 desselben Embryos.

Fig. 3. Schnitt 185.

Fig. 4. Schnitt 272.

Fig. 5. Schnitt 650.

Fig. 6. Detail desselben Schnittes bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 7. Schnitt 781. Man sieht die aus der Wand der Primitivrinne ausstrahlenden Zellenketten. Wegen Raummangels musste der distale Abschnitt der Figur gesondert gezeichnet werden.

Fig 1

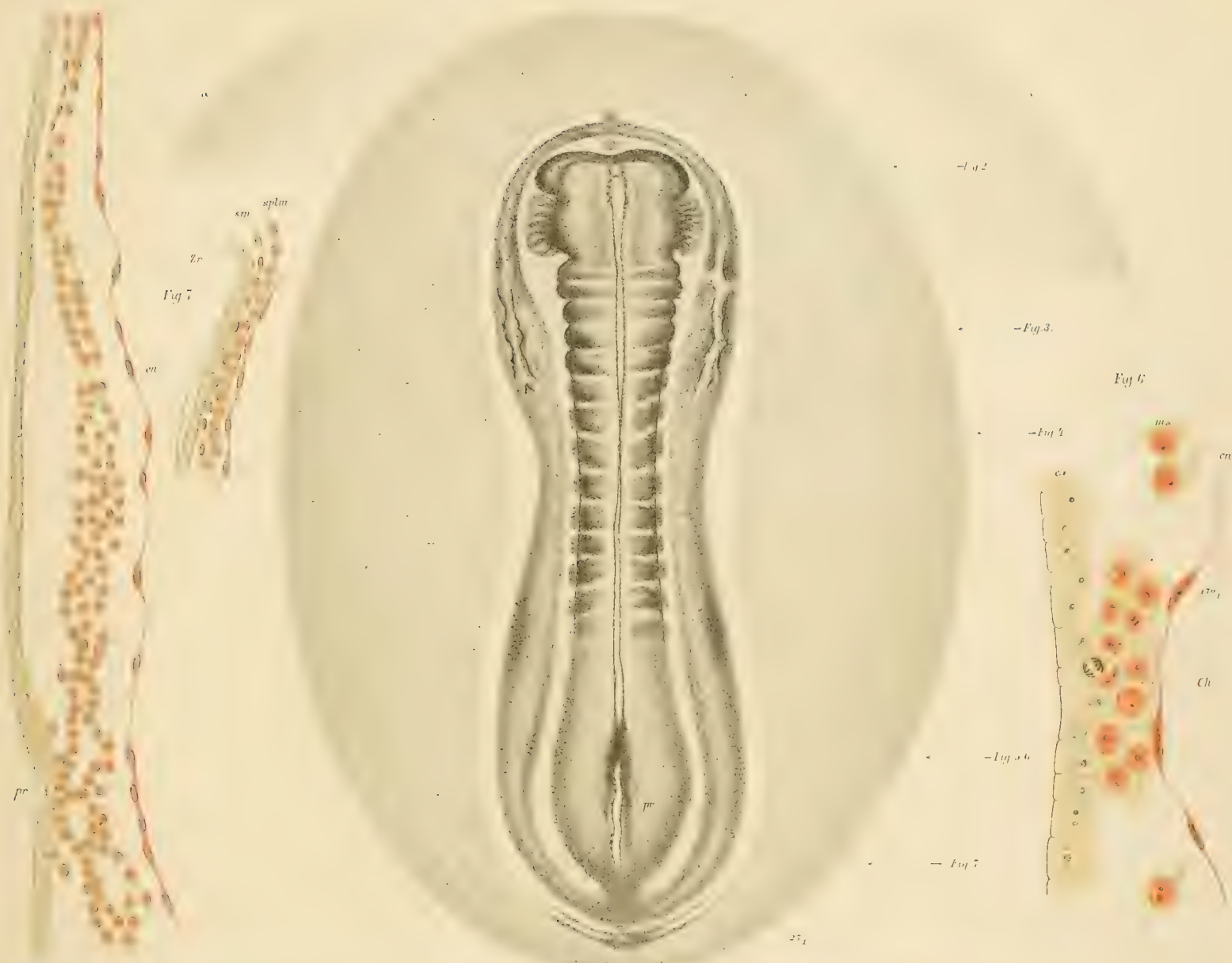
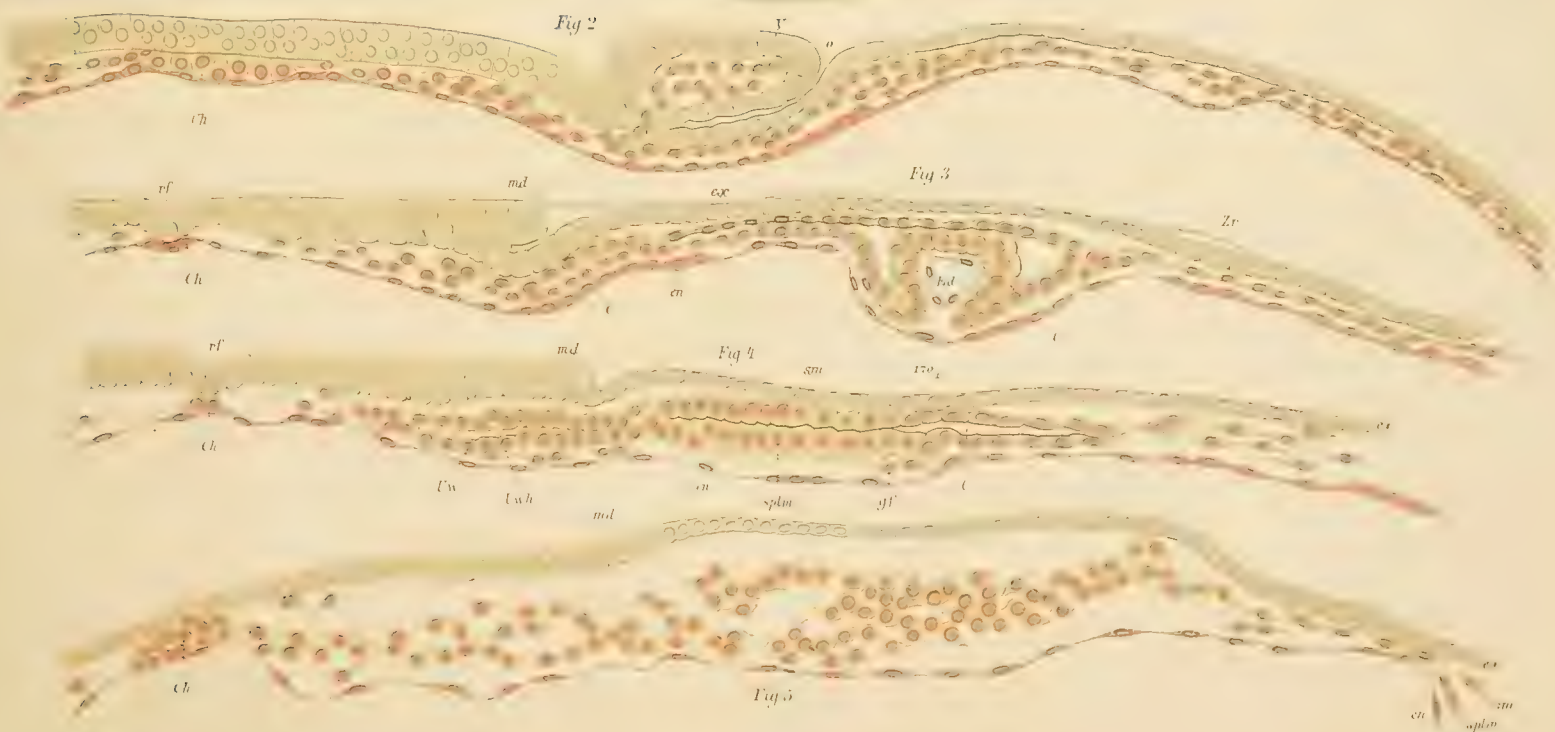


Fig 2

Fig 3

Fig 4

Fig 5



Tafel XXII.

- | | |
|--|---|
| <p><i>Ae</i> Kopfamnion, aus Ektoderm und Entoderm bestehend.</p> <p><i>Ah</i> Amnionhöhle.</p> <p><i>Am</i> Fig. 1—2, Amnion.</p> <p><i>Am</i> Rumpfamnion, aus Ektoderm und Mesoderm zusammen gesetzt.</p> <p><i>Bl</i> Blutkörperchen.</p> <p>β verästelte Zellenstränge des Mesoderms (Urwirbelplatte des Kopfes).</p> <p><i>ch</i> Chorda dorsalis.</p> <p><i>c</i> Herzventrikel.</p> <p><i>C</i> Coelom (Pleuroperitonealhöhle).</p> <p><i>Eiw</i> Eiweißhülle, unter der Granulosamembran.</p> <p><i>en, ent</i> Entoderm.</p> <p><i>ex</i> Ektoderm.</p> <p><i>G</i> Gefässe.</p> <p><i>H</i> Gehirn.</p> <p><i>I</i> Interamnionhöhle des Rumpfamnion, (seitliche Fortsetzung des Coeloms).</p> | <p><i>i</i> Darmhöhle (Darmrinne).</p> <p><i>i'</i> Kopfdarmhöhle; in Fig. 5 das vordere blinde Ende angeschnitten.</p> <p><i>m</i> Mesoderm.</p> <p><i>ml</i> Mesoderm-lücken.</p> <p><i>os</i> Mundhöhle, noch nicht in Communication mit der Darmhöhle.</p> <p><i>O</i> Gehörgrübchen.</p> <p><i>sH</i> seröse Hülle (falsches Amnion), Chorion.</p> <p><i>R</i> Rückenmark.</p> <p><i>sM</i> somatisches Mittelblatt.</p> <p><i>spM</i> splanchnisches Mittelblatt.</p> <p><i>st</i> sinus terminalis.</p> <p><i>Uw</i> Urwirbel.</p> <p><i>Uwh</i> Urwirbelhöhle.</p> <p><i>v</i> Vorhöfe des Herzens.</p> <p><i>Wf</i> WOLFF'scher Gang (in Fig. 11 nicht bezeichnet, in Fig. 12 nicht deutlich genug markirt).</p> <p><i>y</i> Granulosamembran.</p> |
|--|---|

Fig. 1. Keimblase, vier Tage nach beginnender Furchung, bei 4facher Vergrößerung. Das Gehirn und hinteres Viertel des Medullarrohrs war noch offen; das Amnion noch nicht geschlossen. *g* Gefäßshof. *Aml* Amnionloch.

Fig. 2. Derselbe Embryo bei 20facher Vergrößerung, von der Bauchseite gesehen. Da die Gefässe nicht gut zu erkennen waren, so sind dieselben gar nicht in der Zeichnung berücksichtigt. Die gefaltete Membran, welche links, rechts und hinten den Embryonalkörper überdeckt, ist die Fortsetzung des Darms oder der Dottersack (vergl. Fig. 11 und 12, *ent*); das Gehirn ist vorn geschlossen. *sr* hinterer Rhomboidalsinus der Medulla (vergl. Fig. 14).

Fig. 3. Ein nahezu gleichaltriger Embryo, bei 11facher Vergrößerung. Das Amnionloch war etwas grösser, der Embryo vermuthlich nur 1—2 Stunden jünger als der in Fig. 1—2 abgebildete. Die horizontalen Linien bezeichnen die Richtungen der Schnitte Fig. 4—14; letztere bei 55facher Vergrößerung. — Die „WOLFF'schen Gänge“ waren schon von Schnitt 220 an als solide Verdickungsleisten erkennbar, im 320. Schnitte war schon ein Kanal vorhanden. — In Fig. 4—10 ist das Chorion nicht mitgezeichnet.

Fig. 4. Achtzehnter Schnitt; *Ag* Augenblasen.

Fig. 5. Schnitt 32.

Fig. 6. „ 41.

Fig. 7. „ 46.

Fig. 8. „ 71.

Fig. 9. „ 110.

Fig. 14. Schnitt 490 (vergl. Fig. 2, *sr*).

Fig. 15. Sinus terminalis; $\frac{400}{1}$. Mesodermzellen violett.

Fig. 16. Stück der Eihaut des Embryos Fig. 1, von der dem Embryo gegenüberliegenden Seite der Keimblase; $\frac{400}{1}$.

Fig. 10. Schnitt 138.

Fig. 11. „ 180.

Fig. 12. „ 264.

Fig. 13. „ 406.

Fig. 1

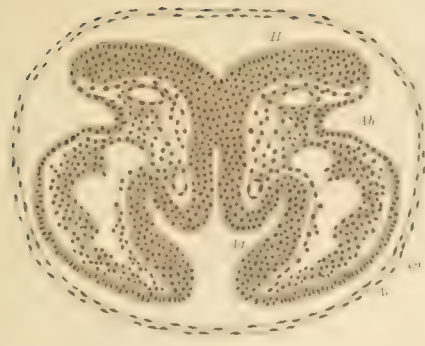


Fig. 2

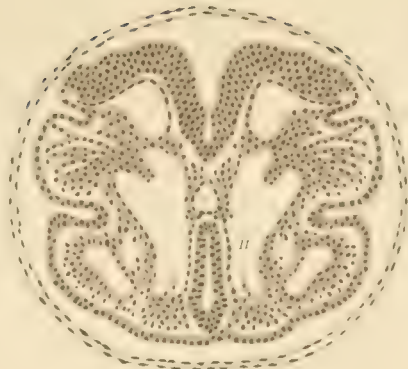


Fig. 3

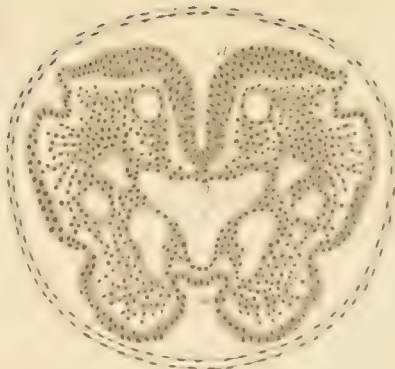


Fig. 4



Fig. 5



Fig. 6



Fig. 7

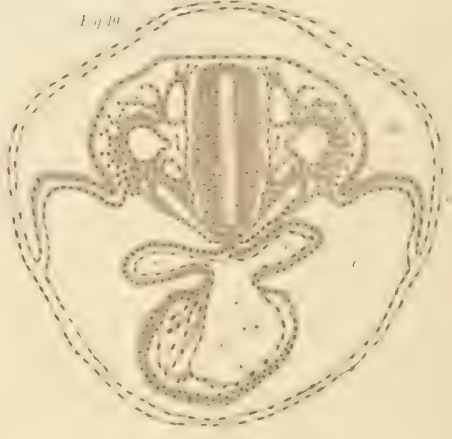


Fig. 8

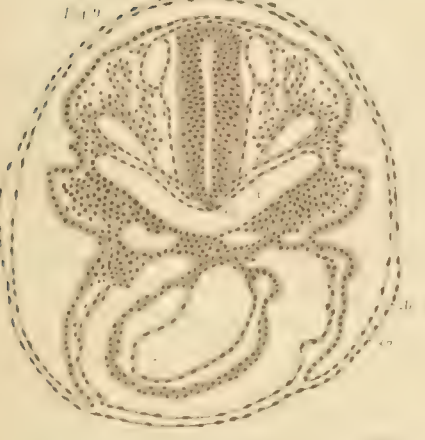


Fig. 9

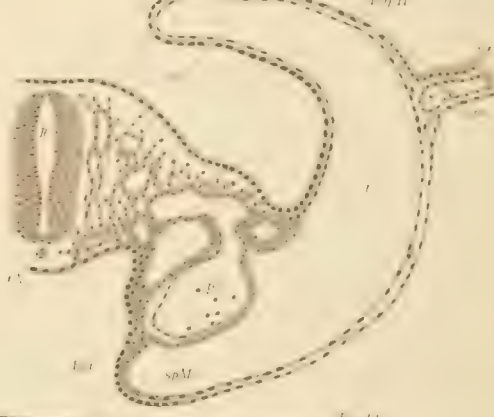


Fig. 10



Fig. 11



Fig. 12



Fig. 13

Fig. 14

Fig. 15

Fig. 16

Fig. 17

Fig. 18

Fig. 19

Fig. 20

Fig. 21

Fig. 22

Fig. 23

Fig. 24

Fig. 25

Fig. 26

Fig. 27

Fig. 28

Fig. 29

Fig. 30

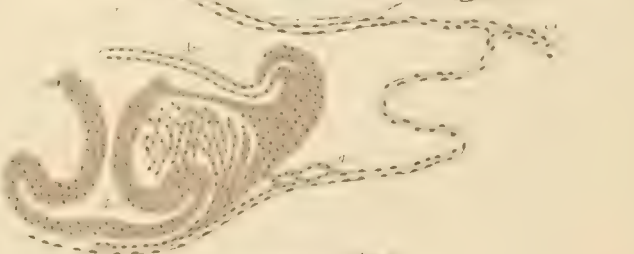
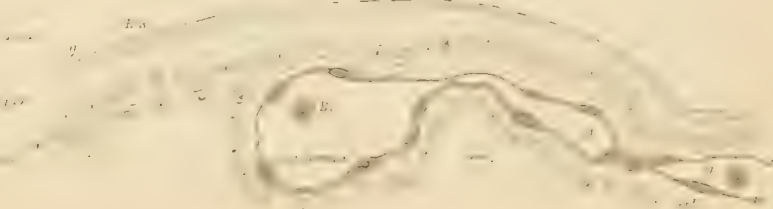


Fig. 31



Tafel XXIII.

Alle Embryonen circa 5 Tage alt (vom Beginn der Furchung gerechnet).

Fig. 1. Keimblase in natürlicher Grösse.

Etwa der dritte Theil der Oberfläche war in der Region des Embryos locker mit der Uterus-schleimhaut verklebt, und zwar mittelst der Granulosamembran, die sich ihrerseits aber leicht von der Keimblase abheben liess; ihr freier Rand ist in der Zeichnung deutlich zu erkennen. Auf der dem Embryo gegenüberliegenden Hälfte der Keimblase ist die Granulosamembran schon resorbiert.

Fig. 2. Gleichaltrige kugelförmige Keimblase, dreifach vergrössert. Die Gefässe sind nur angedeutet.

<i>amn</i> Amnionnabel. <i>Dv</i> Dottervene. <i>g</i> Gefässhof.	<i>st</i> sinus terminalis. <i>Zr</i> Granulosamembran.	<i>u</i> untere Hälfte der Keimblase, an welcher die Granulosamembran schon geschwunden ist.
---	--	--

Fig. 3. Obere Hälfte einer ähnlichen Keimblase.

Man schaut in die Halbkugel hinein. Gefässe (roth) grösstentheils mit der Camera gezeichnet.

<i>am</i> Kopfamnion. <i>ao</i> Aorten. <i>d</i> hintere offene Darmforte.	<i>c</i> Herz. <i>Dv</i> Dottervenen. <i>E</i> vordere Extremität.	<i>u</i> untere Hälfte der Keimblase, an welcher die Granulosamembran schon geschwunden ist.
--	--	--

Fig. 4. Embryo einer Keimblase von circa 5 Tagen 2 Stunden.

Bezeichnung wie in Fig. 3; ferner:

<i>g</i> Gehörbläschen. <i>H</i> hintere Extremität.	<i>n</i> Geruchsgrübchen. <i>o</i> Ort, wo der Munddarm sich einstülpt.	<i>U</i> Unterkiefer. <i>Uw</i> Urwirbel. <i>Z</i> Zungenbein.
---	--	--

Fig. 5—9 Querschnitte in den auf Fig. 4 angegebenen Richtungen. Fig. 5 bei 32facher, Fig. 6—9 bei 50facher Vergrösserung. Das gesammte Mittelblatt ist durch rothen Farbenton markirt; die Blutkörper sind weiss gelassen.

<i>A</i> primäre Augenblase (Fig. 5). <i>am</i> Amnion. <i>ao</i> Aortae. <i>bl</i> Blutkörperchen. <i>c</i> Herzhöhle. <i>Ch</i> Chorda. <i>D</i> Darmhöhle. <i>d</i> Schwanzdarm (Fig. 9). <i>Dv</i> Dottervene. <i>E</i> vordere Extremität.	<i>Ei</i> Eiweisschicht (in Fig. 5 ist der Leitstrich zu kurz). <i>en</i> Entoderm. <i>ex</i> Ektoderm. <i>G</i> Gehirnhöhle. <i>g</i> Gefässe. <i>I</i> Interamnionhöhle des Rumpfamnion. <i>b</i> Körperwand. <i>m</i> Mittelblatt. <i>p</i> Coelomepithel.	<i>Rf</i> Rückenfurche. <i>S</i> Hirnrinde. <i>sh</i> seröse Hülle (falsches Amnion). <i>so</i> somatisches Mittelblatt. <i>spm</i> splanchnisches Mittelblatt. <i>U</i> Urnierenbläschen. <i>v</i> Vene. <i>W</i> Wolff'scher Gang. <i>yy</i> Umschlagsränder des Mittelblatts (Fig. 5). <i>Z, Zr</i> Granulosamembran.
--	---	---

Fig. 5. Der Schnitt traf den Embryo nicht genau senkrecht zur Längsaxe.

Fig. 6. Die Interamnionhöhle ist wegen Mangels an Raum etwas kleiner gezeichnet worden (vergl. Figur 7). Die Granulosamembran ist weggelassen.

Fig. 7. Wegen Raummangels musste der Gefässhof *gefaltet* gezeichnet werden. Granulosamembran fortgelassen.

Fig. 8. Die Granulosamembran zum Theil abgehoben.

Fig. 9. Die Figur ist aus zwei benachbarten Schnitten combinirt.

Fig. 10. Urnierenbläschen und Wolff'scher Gang eines Embryo von vier Tagen.

Fig 2



Fig 3

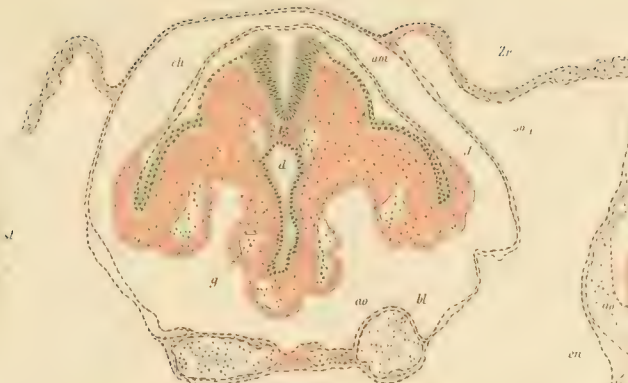


Fig 7

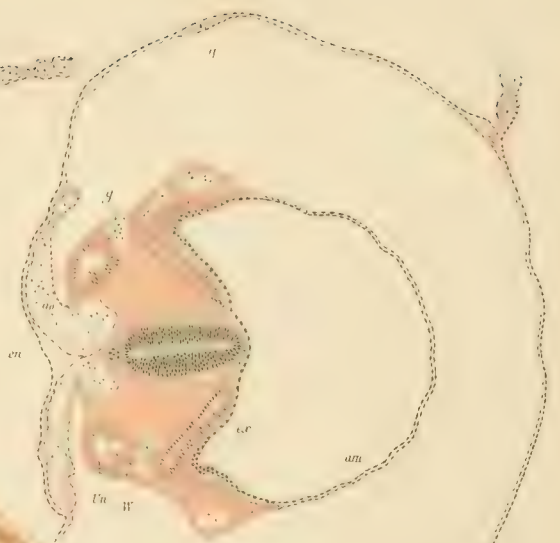


Fig 3



Fig 9



Fig 1



Fig 5



Fig 6

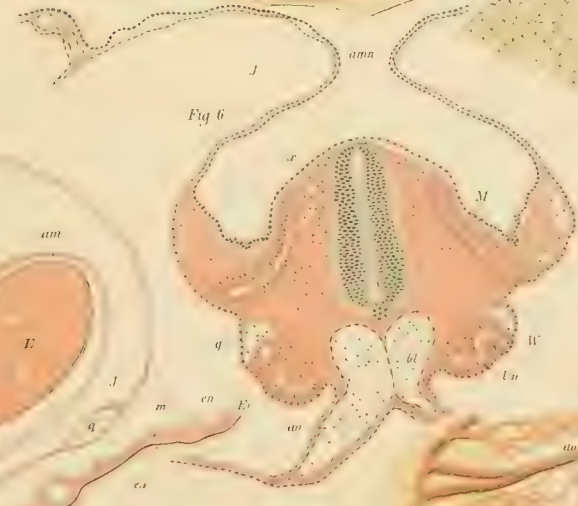


Fig 7

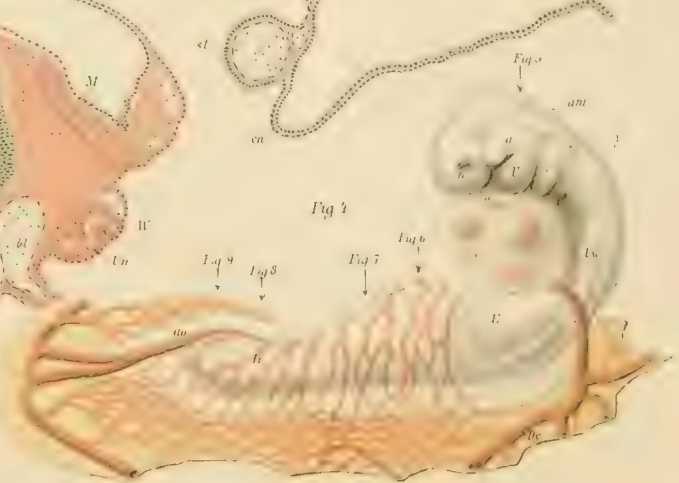


Fig 10



Tafel XXIV.

Mit Ausnahme der Fig. 1, 10—13 sind die Figuren etwas schematisirt. Sämmtliche Zeichnungen beziehen sich auf die Embryonen der Tafel XXIII (5 Tage alt).

blau Entoderm,

roth Antheil des Mesoderms an den Embryonalhüllen (in Fig. 1 ist das Mesoderm grau).

- | | |
|---|--|
| <p><i>Ae</i> Kopfamnion (aus Ektoderm und Entoderm bestehend).
 <i>Am</i> Rumpfamnion (aus Ektoderm und Mesoderm bestehend).
 <i>amn</i> Amnionnabel, von der Granulosamembran stets überdeckt (vergl. Fig. 2).
 <i>ao</i> Aorten.
 <i>B</i> (Fig. 3) Pfeilspitzenförmiges Feld, unter welchem die Interamnionhöhle des Rumpfamnion liegt (vergl. Fig. 2 und 4).
 <i>c</i> Herz.
 <i>d</i> hintere Darmforte.
 <i>Dv</i> Dottervenen.
 <i>E</i> vordere Extremität.
 <i>en</i> Entoderm.
 <i>ep</i> Epiglottis.
 <i>ex</i> Ektoderm.
 <i>g</i> Blutgefässe.
 <i>H</i> Hinter- und Nachhirn.
 <i>hg</i> vorderes Ende des Kopfdarms.
 <i>I</i> Interamnionhöhle des Rumpfamnion.
 <i>i, i, i</i> (Fig. 2 und 4) vorderer Umschlagsrand des Rumpfamnion (vergl. Fig. 5 der Taf. XXIII).
 <i>K</i> Kopfdarm.</p> | <p><i>L</i> Coelom.
 <i>M</i> Mittelhirn.
 <i>mes</i> Mesoderm.
 <i>o</i> Mund.
 <i>pl</i> Lunge.
 <i>PP</i> Coelom.
 <i>q</i> diejenige Hälfte der Keimblasenwand, welche kein Mesoderm enthält.
 <i>r</i> Rachensegel.
 <i>R</i> Rückenmark.
 <i>Ri</i> Riechgrube (Fig. 10).
 <i>S</i> Schwanzdarm.
 <i>st</i> sinus terminalis.
 <i>tr</i> Trachea.
 <i>Ums</i> Umschlagsrand des Rumpfamnion.
 <i>V</i> Vorderhirn.
 <i>Wk</i> Wolff'scher Körper.
 <i>x</i> (Fig. 4—6) hintere solide Zipfelchen der in Fig. 3 durch einen Pfeil bezeichneten Niesche des Kopfamnion (in Fig. 4 ist der Ort markirt).
 <i>y</i> Nieschentasche des Kopfamnion (Fig. 7—9).
 <i>Zr</i> Granulosamembran.
 <i>Zu</i> Zungenbeinbogen.</p> |
|---|--|

- Fig. 1. Medianer Längsschnitt. Camera lucida. Ventralwärts vom Schwanzdarm *S* erkennt man die Anlage der Allantois (vergl. Taf. XXV Fig. 1). — *M* Magen.
- Fig. 2. Nahezu gleichaltriger Embryo.
- Fig. 3. Das gesammte *Entoderm*, welches durchaus einschichtig, ist in seiner ganzen Entfaltung in den Umriss einer Keimblase mit blauer Farbe eingetragen. Der Körper des Embryos ist weggelassen. Der Raumerparniss wegen ist der Umriss der Keimblase zu klein angegeben (vergl. Tafel XXIII Fig. 2). Um eine richtige Vorstellung von der Gestalt des Kopf- und Rumpfamnion zu bekommen, denke man sich die Figuren 3 und 4 aufeinandergelegt.
- Fig. 4. Die Ausbreitung des *Mesoderms* auf der Keimblasenwand, sowie das Rumpfamnion sind mit rother Farbe in eine Keimblase eingetragen. Körper des Embryos weggelassen. Umfang der Keimblase etwas zu klein gezeichnet (vergl. Tafel XXIII, Fig. 2).
- Fig. 5—9. Querschnitte durch den Embryo Fig. 2.
- Fig. 10. Kopfende des auf Tafel XXIII Fig. 5 abgebildeten Embryos, von unten gesehen. Camera lucida.
- Fig. 11. Die *Lumina* des Oesophagus und der Lungenbläschen des Embryos Fig. 1. (Die Wandungen waren sehr dick).
- Fig. 12—13. Chorion, aus der, dem Embryo gegenüber liegenden Wand der Keimblase; von der Fläche und im Durchschnitt.

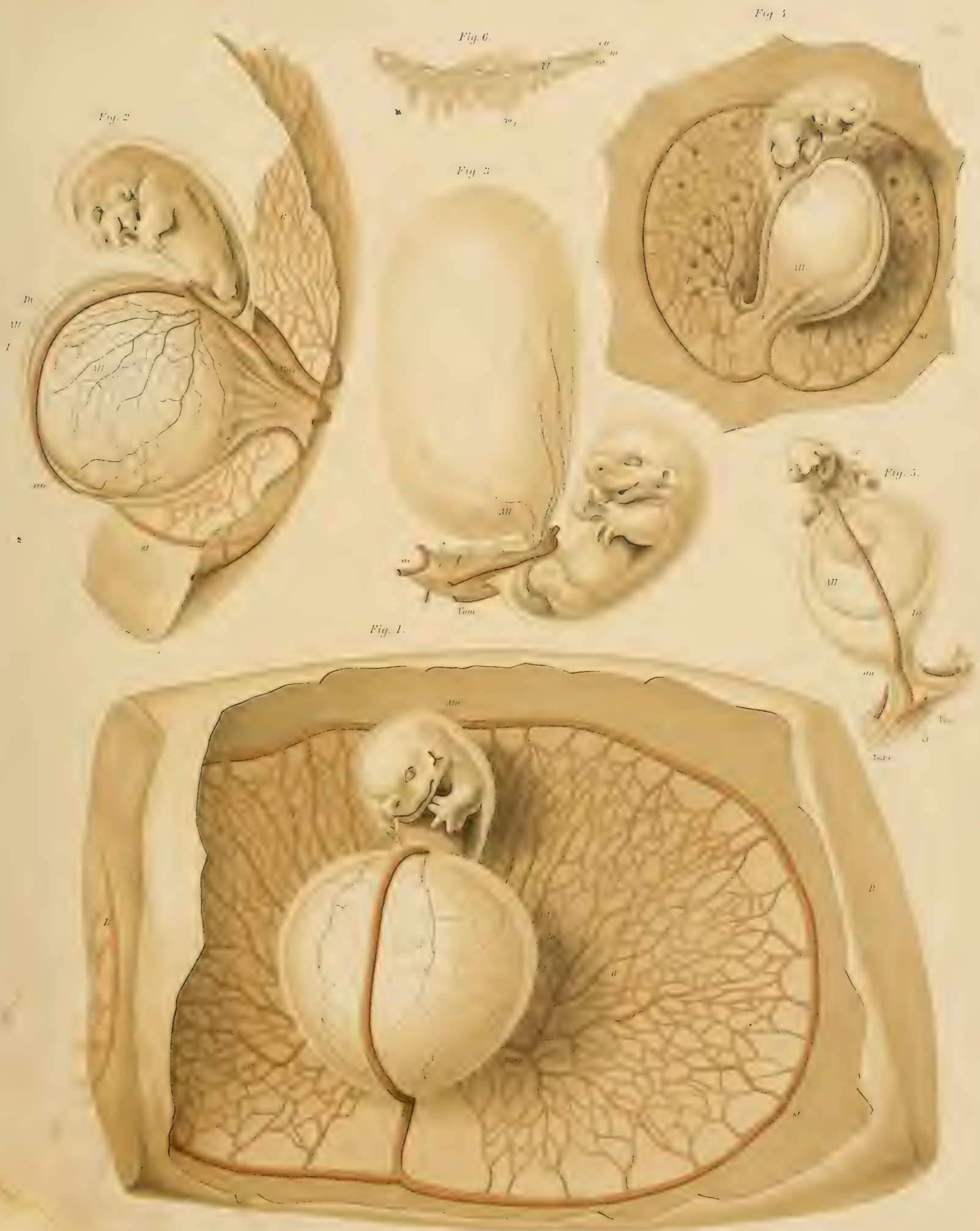
Ueber die Querschnittsbilder der Rumpf- und Schwanzgegend des Embryos Fig. 2 vergleiche man die Abbildungen der vorigen Tafel.

Tafel XXVI.

Alle Embryonen 6 Tage alt. Vergrößerung $7\frac{1}{4}$. Die Gefässe des Dottersacks sind mit rother, diejenigen der Allantois mit schwarzer Farbe gedruckt.

<i>All</i> Allantois.	<i>G</i> Gefässhof.
<i>Am</i> Kopfmnion.	<i>I</i> Interamnionhöhle des Rumpfmnion.
<i>ao</i> Aorta, in den Sinus terminalis übergehend.	<i>i</i> hohler Stiel, mittels welchem der Embryo an der Keimblasenwand frei aufgehängt ist (vergl. pag. 130 u. f.).
<i>B, B</i> (Fig. 1) abgeplattete Flächen des Chorion, welche mit den Chorion der benachbarten Keimblasen innig verwachsen waren.	<i>m</i> Mesoderm.
<i>Di</i> der durch die vordringende Allantois ausgestülpte Theil des Dottersacks (vergl. Taf. XXV).	<i>st</i> sinus terminalis.
<i>en</i> Entoderm.	<i>Vom</i> Venae omphalo-mesentericae.
<i>ex</i> Ektoderm.	<i>Z</i> Zunge (Fig. 5).

- Fig. 1. Die dem Beschauer zugekehrte Wand des Chorion ist herausgeschnitten. Die Gefässe des Dottersacks zeigten eine ganz auffallend geringe Entfaltung und eine ungewöhnliche Dicke; die Art der Gefässverzweigung, wie sie in Fig. 3 auf Tafel XXIII wiedergegeben ist, darf als die normale betrachtet werden, wie das Verhalten der meisten übrigen Embryonen beweist. Die Allantoisgefässe sind genau mit Hilfe der Camera eingetragen, die Dottersackgefässe nur zum Theil, so weit dies möglich war. Die Wandung des Chorion war im Bereiche des Gefässhofs schon gerunzelt, was in der Zeichnung nicht wiedergegeben ist.
- Fig. 2. Ein anderer Embryo von der Seite gesehen; der grösste Theil des Chorion ist abgeschnitten. Dottersackgefässe etwas schematisch gehalten, Allantoisgefässe sorgfältig mit Hilfe der Camera gezeichnet. Das Kopfmnion hat sich bis zum Schwanz herab über den ganzen Körper ausgedehnt.
- Fig. 3. Embryo mit ausnahmsweise eiförmiger Allantois. Der (in den übrigen Figuren die Allantois lose umkleidende) Dottersack ist bis auf einen Theil des Embryonalstiels abgeschnitten und entfernt, wodurch die Allantois freigelegt wurde.
- Fig. 4. Gleichaltriger Microcephale, etwas verkrüppelt. Die Keimblasenwand ist bis auf Gefässhof und nächste Umgebung entfernt. Die Keimblase war klein, lag eingepfercht zwischen anderen normalen Keimblasen. In dem abnorm kleinen Gefässhofe erkennt man vereinzelte dunkle Flecke ρ ; an diesen Stellen sind sowohl die Ekto- wie Entodermzellen bedeutend vergrössert, ein Verhalten, welches bei anderen Keimblasen niemals beobachtet wurde. Allantois mit nur einigen spärlichen Gefässen.
- Fig. 5. Derselbe Embryo von der Bauchseite.
- Fig. 6. Vergrösserte Ekto- und Entodermzellen einer der Flecke ρ der Fig. 4.



IN VORBEREITUNG BEFINDEN SICH:

**SELENKA, EMIL, STUDIEN ÜBER ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
DER THIERE.**

VIERTES HEFT.

ZWEITE HÄLFTE.

**DAS OPOSSUM
(DIDELPHYS VIRGINIANA).**

(SCHLUSS).

MIT 6 TAFELN.

FÜNFTES HEFT.

AXOLOTL UND SALAMANDER.

MIT 4 TAFELN.

BEREITS ERSCHIENEN SIND:

ERSTES HEFT.

DIE KEIMBLÄTTER UND PRIMITIV-ORGANE DER MAUS.

MIT 4 TAFELN IN FARBENDRUCK. — PREIS 12 MARK.

ZWEITES HEFT.

DIE KEIMBLÄTTER DER ECHINODERMEN.

MIT 6 TAFELN IN FARBENDRUCK. — PREIS 15 MARK.

DRITTES HEFT.

DIE BLATTER-UMKEHRUNG IM EI DER NAGETHIERE.

MIT 6 TAFELN IN FARBENDRUCK. — PREIS 15 MARK.

C. W. KREIDEL'S VERLAG IN WIESBADEN.

